S-ES-M 966.7

HARVARD UNIVERSITY

Library of the
Museum of
Comparative Zoology

S-ES-M966.f

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL. LIBRARY
APR 9 1977
HARVARD UNIVERSITY

Herausgegeben von

DR. WALTER FORSTER

Schriftleitung:

DR. FRITZ TEROFAL

Band 17

1974

Im Selbstverlag der Zoologischen Staatssammlung

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

APR 9 1977

HARVARD
UNIVERSITY

INHALT

Kölbing, Alexander: Der Starnberger See und die seinem Trophiezustand angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes 1

Modell, Hans †: Die Najaden des Neckar-Gebietes *(Bivalvia, Unionacea)* 109

Benl, Gerhard und Fritz Terofal: Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae *(Pisces, Perciformes, Anabantoidei, Belontiidae)* Teil I . 139

Hemmer, Helmut: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen *(Pantherinae)* Teil III. Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera (Panthera) leo* (Linnaeus 1758) 167

Hennig, Otto, Rigolf und Hilke: Die Bedeutung der „Sinnesgreifhände" für die stammesgeschichtliche Entwicklung des Menschen . 281

Kiriakoff, S. G.: Neue und wenig bekannte asiatische Notodontidae *(Lepidoptera)* 371

S-ES-M966.7

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG

MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY

JAN 13 1975

HARVARD
UNIVERSITY

Der Starnberger See und die seinem Trophiezustand angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes

von

Alexander Kölbing

(Mit 3 Tafeln und 16 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 1—103	München, 1. Febr. 1974

Der Starnberger See und die seinem Trophiezustand angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes

von

Alexander Kölbing

(Mit 3 Tafeln und 16 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 1—108	München, 1. Febr. 1974

Für die Überlassung des Dissertationsthemas, für Anregungen und Hilfen bedanke ich mich herzlich bei den Herren Dr. G. Keiz und Dr. J. Lamina.

Ferner gilt mein Dank den Fischermeistern Franz Lidl, Hans Schuster und Michael Zistl für tatkräftige Unterstützung bei der Durchführung fischereilicher Aufgaben auf dem Starnberger See.

Auch dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten sei an dieser Stelle für die finanzielle Förderung der Untersuchung gedankt.

Besonderer Dank gebührt Herrn Direktor Conrad Lenz (Fa. Steinecker, Freising) und der Fischereigenossenschaft Würmsee mit ihrem Vorsitzenden Hans Schuster, die durch finanzielle Beiträge die Drucklegung der Arbeit entschieden förderten.

- Meinen Eltern gewidmet -

INHALT

A. Einleitung 5

B. Der Starnberger See

I. Entstehung und geographische Lage 5

II. Hydrographie und Zuflüsse 7

III. Morphologie 7

C. Literatur

I. Der Coregonensee und seine Eutrophierung 8

II. Die Coregonen 13

1. Nomenklatur und Verbreitungsgebiet 13

2. Artensystematik 13

III. Fischereibewirtschaftung 17

D. Material und Methodik

I. Wasseruntersuchungen 22

II. Fischvermessungen 23

III. Fischereibiologische Arbeiten 25

IV. Auswertung der Fänge 25

E. Ergebnisse

I. Witterungsverhältnisse während der Untersuchungszeit 28

II. Tiefenprofile 29

III. Coregonenbiometrie 37

IV. Fischereibiologische Beobachtungen 44

1. Abnormitäten, Ernährungszustand, Mageninhalt 44

2. Parasitierung 45

3. Laichtermin, Laichplätze, Verhältnis der Geschlechter 46

4. Eidurchmesser, Eigewicht, Eizahl/l 48

5. Dauer der Eientwicklung, Längenmessung an frischgeschlüpften Larven 49

6. Zur Funktionstüchtigkeit der Laichplätze 50

V. Renkenfischerei 51

1. Ertragsstruktur 51

2. Altersklassenzusammensetzung 53

3. Wachstum 54

4. Befischungsintensität 58

5. Netze 60

F. Besprechung der Ergebnisse

I. Trophiezustand 63

II. Die Coregonenpopulation 68

1. Der χ^2-Test 68

2. Das disproportionale Wachstum . . . . .

III. Bewirtschaftung des Coregonenbestandes . . . . .

G. Zusammenfassung der Ergebnisse 80

H. Verzeichnis zitierter und der Arbeit zugrundeliegender Literatur 83

I. Anhang

I. Tabellen statistischer Auswertung 88

II. Monatsprotokolle 94

Tafeln und Tafelerklärungen

A. Einleitung

Der Starnberger See galt bisher als klassisches Beispiel eines oligotrophen Coregonensees (B u r k h a r d t 1941). Durch die starke Randbesiedlung der letzten Jahrzehnte und seiner damit verbundenen Abwasserbelastung veränderte sich der Trophiezustand des Sees schneller als erwartet. Sinnfällig fand dieser Tatbestand Ausdruck in Vegetationsfärbungen und Wasserblüten. Es folgte ein Rückgang des Geleges.

Die Wechselbeziehungen zwischen Trophiezustand und Produktionsbiologie eines Gewässers werden in besonderem Maße am Fischbestand — dem Endglied der Produktionskette — sichtbar. Waren die Fangergebnisse ursprünglich vergleichsweise gering, so führte die zunehmende Eutrophierung zu deutlichem Anstieg. Das Verhältnis der Fischarten zueinander erfuhr Veränderungen. Daraus erwuchsen Folgen für die Fischereiausübung und die fischereiliche Bewirtschaftung des Sees.

Für den Starnberger See ist in diesem Zusammenhang die Untersuchung des Coregonenbestandes im Hinblick auf eine dem Trophiezustand angepaßte fischereiliche Bewirtschaftungsweise von Bedeutung. Bisher fehlten für den See eingehendere Untersuchungen seines Wasserchemismus, seiner Coregonenpopulation und seiner Fischereibewirtschaftung.

Vorliegende Arbeit soll diese Lücke schließen helfen und gewissermaßen einen Zustandsbericht für die Jahre 1971/72 abgeben.

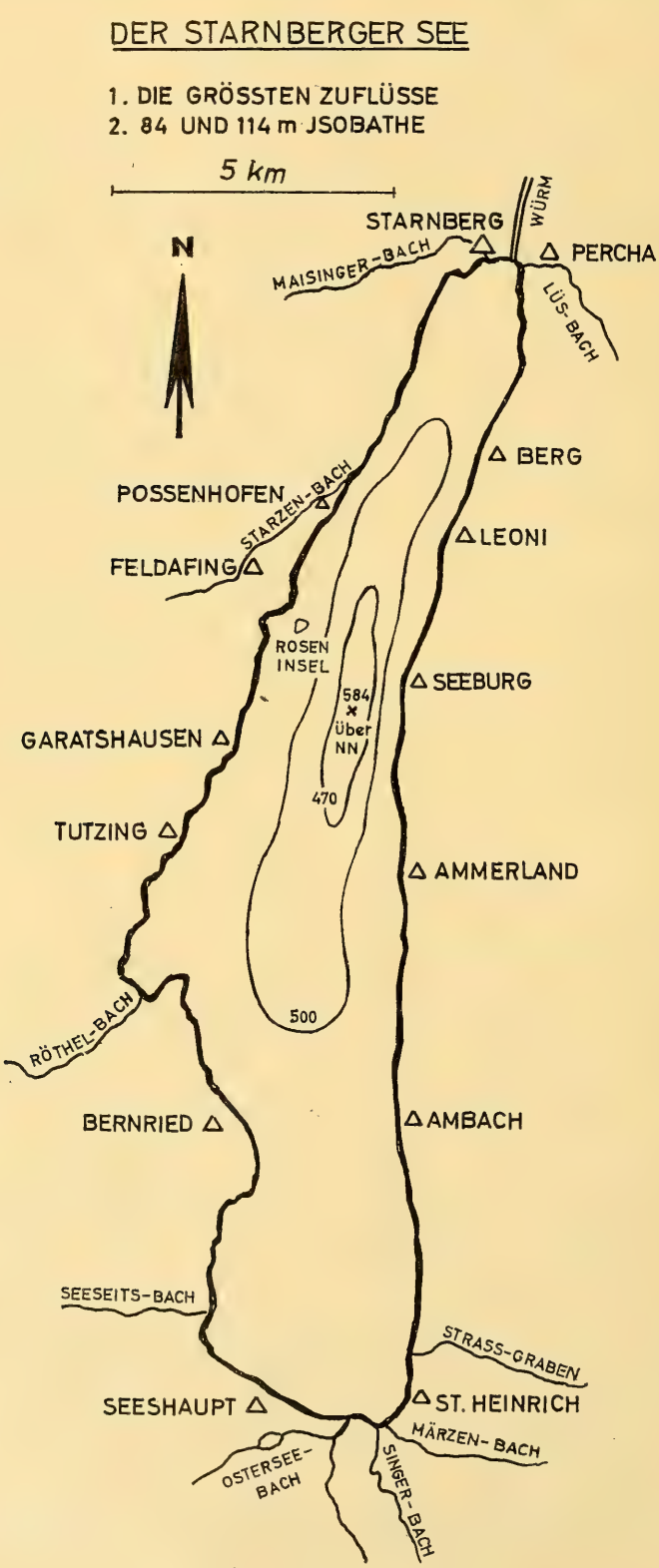
B. Der Starnberger See

I. Entstehung und geographische Lage

Der See entstand in der Würmeiszeit.*) Die mehrfach vom Gebirge vordringene Zunge des Isar-Würm-Gletschers schob eine tiefe Rinne aus, die in nord-südlicher Richtung verläuft. Als das Eis zurückging, füllte sich das Becken mit dem abtauenden Gletscherwasser. Nachdem sich die Würm durch das dem Nordende vorgelagerte Moränengebiet Abfluß schaffen konnte, brachte sie allmählich den Seespiegel so zum Absinken, daß am Nord- und Südende flacher Seegrund zutage trat, der heute noch in Form eines Niedermoors bei Starnberg und des Ostersee-Hochmoors bei Seeshaupt zu erkennen ist.

Das nördliche Seende befindet sich 20 km südwestlich von München. Der südlichste Punkt ist 20 km vom Gebirge entfernt. Der mittlere Wasserspiegel hat eine Höhe von 584 m über NN. Damit liegt der Seespiegel 20 m höher als die Flüsse Loisach im Osten und 50 m höher als Ammer und Ammersee im Westen.

*) Ursprünglich wurde der See nach seinem Abfluß der Würm „Würmsee“ genannt. Seit 1962 ist die amtliche Bezeichnung „Starnberger See“. Sein Abfluß heißt weiterhin Würm.


DER STARNBERGER SEE
1. DIE GRÖSSTEN ZUFLÜSSE
2. 84 UND 114 m ISOBATHE
5 km
N
STARNBERG
WÜRM
PERCHA
MAISINGER-BACH
LÜS-BACH
BERG
POSSENHOFEN
STARZEN-BACH
LEONI
FELDAFING
ROSEN INSEL
SEEBURG
584 x über NN
GARATSHAUSEN
470
TUTZING
AMMERLAND
500
RÖTHEL-BACH
BERNRIED
AMBACH
SEESEITS-BACH
STRASS-GRABEN
SEESHAUPT
ST. HEINRICH
MÄRZEN-BACH
OSTERSEE-BACH
SINGER-BACH

II. Hydrographie und Zuflüsse

Der See ist durch keinen Zulauf mit dem Gebirge verbunden. Dadurch weist er einige hydrographische Besonderheiten auf:

a) Das Wassereinzugsgebiet ist klein. Es bleibt auf die allernächste Umgebung beschränkt und mißt mit 310 km² nur das etwa fünfeinhalbfache des gesamten Seeareals (Fels 1914).

b) Die Wasserzufuhr ist gering. Sie wird von Bächen bestritten, die in den Moorgebieten der unmittelbaren Umgebung entspringen.

Tab. 1: Die wichtigsten Fließgewässer im Wassereinzugsgebiet des Starnberger Sees und ihre Ergiebigkeit (Näher 1963).

Gewässer-bezeichnung	Wasserein-zugsgebiet [km²]	Wasserführung in 1/sec. langj. Mittel MQ	Niedrigw. MNQ	Mündungs-stelle im
Ostersee Bach	57,4	940	235	Süden
Lüs Bach	50,7	810	125	Norden
Maisinger Bach	44,9	675	110	Norden
Röthl Bach	13,8	200	35	Westen
Singer Bach	8,8	150	25	Süden
Seeseits Bach	6,3	90	15	Südwesten
Starzen Bach	4,7	70	10	Westen
Straßgraben	3,7	60	10	Südosten
Märzen Bach	2,9	50	10	Süden
Würm	310,0	4610	2810	Norden

c) Der Wasserstand des Sees ist nur unbedeutenden Schwankungen unterworfen, die Folge des direkten Niederschlags sind. Im März 1972 wurde nach einer ca. 18 Monate dauernden Periode minimalen Niederschlags ein Absinken des Wasserspiegels um ca. 60 cm beobachtet.

d) Der See hat eine sehr lange theoretische Wassererneuerungszeit. Für 1955 wurden 16, für 1956 über 19 Jahre angegeben (Näher 1963).
Zum Vergleich beträgt die Wassererneuerungszeit am Ammersee 2 bis 2,5 Jahre, am Kochelsee 6 Wochen.
Der See muß daher als ein stehendes Gewässer aufgefaßt werden, dessen Durchströmung und Wassererneuerung für kurzfristige Zeiträume vernachlässigt werden kann.

III. Morphologie

Der See ist 20 km lang. Die maximale Breite südlich von Tutzing beträgt etwa 5 km. Das Längen/Breitenverhältnis schwankt zwischen 6:1 und 12:1. Damit ist der See sehr langgezogen. Die Uferlinie mißt 48,5 km und umfaßt eine Fläche 57,1 km². Der Rauminhalt beträgt 3,1 km³. Mit einer mittleren Tiefe von 54 Metern ist der See zu den tiefen Vorlandseen zu stellen. Die größte Tiefe beträgt 127 m. Dieser Wert wurde von Wachter 1955 gefunden und wird durch eigene Messungen bestätigt. Die größte Tiefe liegt auf der Höhe des Bayerischen Hauses (zwischen Leoni und Ammerland)

ca. 1 km vom Ostufer entfernt*). Während sich am Ostufer der Seeboden steil zur Tiefenrinne hinunterzieht, ist am Westufer besonders der Nord- und Südteil des Seebodens sehr flach. An der im Gegensatz zum Ostufer uneinheitlich ausgebildeten Halde des Westufers liegt die einzige Insel des Sees — die Roseninsel — in Höhe der Ortschaft Feldafing (s. Abb. 1, S. 6).

Die Uferentwicklung ergibt sich aus $U = \frac{L}{2\sqrt{\pi \cdot F}} = 1{,}87$, wobei L = Uferlänge und F = Fläche des Sees ist. Der Wert besagt, daß der Seeumfang 1,87mal größer ist als der kleinstmögliche für die Seefläche (Wachter 1959). Hieraus geht die geringe Gliederung des Seeufers hervor. Größte Bucht ist der Karpfenwinkel südlich von Tutzing.

C. Literatur

I. Der Coregonensee und seine Eutrophierung

Der für den Umfang der organischen Eigenproduktion wichtige Nährstoffreichtum eines Gewässers wird zum einen durch die Begriffe oligotroph und eutroph, zum anderen durch die in der Hauptsache anzutreffende Fischart charakterisiert.

Oligotrophe Seen sind tiefe Seen mit relativ schmaler Uferbank. Die Wassermasse des Hypolimnions ist im Vergleich zu der des Epilimnions groß. Das Wasser ist klar, von blau bis blaugrüner Färbung, arm an Nährstoffen, aber sauerstoffreich. Gegen den Grund zeigt die Sauerstoffkurve nur geringe Abnahme. Am Seegrund sind ungünstigstenfalls noch Sättigungswerte von 60 bis 70 % vorhanden. Faulschlammablagerungen fehlen in der Regel ganz.

Eutrophe Seen sind meist flach und weisen eine breite Uferbank auf. Die Wassermasse des Hypolimnions ist klein im Verhältnis zu der des Epilimnions. Das Wasser ist wenig durchsichtig, die Färbung gelb- bis blaugrün. Ein solcher See ist nährstoffreich und besonders im Spätsommer im Tiefenwasser arm an Sauerstoff. Uferbewuchs und Planktongehalt sind sehr viel stärker ausgeprägt als im oligotrophen See. In der Tiefenregion kommt es zu Faulschlammablagerungen.

Die naturgegebene Entwicklung vom oligotrophen zum eutrophen See über Jahrtausende hinweg wird durch die Verflachung des Seebeckens infolge Verlandungserscheinungen eingeleitet. Dadurch ändert sich die Morphologie insofern, als das Verhältnis von trophogener zu tropholytischer*) Schicht ungünstiger wird (Thienemann 1928, Grothe 1934).

*) Als Orientierungshilfe denke man sich eine zur Seelängsachse senkrechte Linie von der Bootshütte an der südlichen Grundstücksbegrenzung des Bayer. Hauses ca. 1 km in Richtung Seemitte.

*) Trophogene Schicht: Oberflächenschicht (= Nährschicht) eines Sees, in der Aufbau organischer Substanz aus anorganischen Stoffen mittels Lichtenergie erfolgt.
Tropholytische Schicht: Tiefenschicht (= Zehrschicht) eines Sees, in der organische Substanz abgebaut wird (vgl. Ruttner 1962).

Mit der Verkleinerung der tropholytischen Schicht verringert sich der für den Abbau der organischen Substanzen zur Verfügung stehende Sauerstoffvorrat. Die Entwicklung gelangt an den Punkt, wo der Sauerstoffvorrat wegen des verkleinerten Hypolimnions nicht mehr zur Mineralisierung der organischen Substanz ausreicht. Das Verhältnis von Auf- und Abbau der organischen Substanz ist gestört. Diese Störung infolge fehlenden Sauerstoffs bezeichnet man als die natürliche Seenalterung oder natürliche Eutrophierung eines Gewässers.

Bei der sog. rasanten Seenalterung durch zivilisatorische Einschwemmungen tritt dieser kritische Zustand bereits ein, wenn die Morphologie des Sees noch der des oligotrophen Typus entspricht (Ohle 1953 b). Der Zustand wird nicht wegen der Verringerung der Sauerstoffkapazität erreicht, sondern wegen der Erhöhung der Eigenproduktion, die infolge des vergrößerten Nährstoffangebots einsetzt. Dieser Vorgang kann sich innerhalb weniger Jahrzehnte vollziehen. Insbesondere wird die Entwicklung durch die Einleitung von Abwässern hervorgerufen, die vor allem den Phosphatspiegel des Sees ständig anhebt. Neben Kohlenstoff und Wasserstoff ist Phosphor wichtigster Baustein lebender Substanz. Er gilt als Initialfaktor der Gewässereutrophierung (Ohle 1953 a). Bei der limnologischen Beschreibung eines Gewässers sind Angaben der Phosphatkonzentrationen von entscheidender Bedeutung (Einsele 1936, 1938, 1941 a; Ohle 1953 a, 1955). Im Wasser liegt Phosphor in anorganischer Form als Phosphat vor. Das im Wasser gelöste Phosphat entstammt ursprünglich meist der Verwitterung phosphorhaltigen Gesteins, wie z. B. Apatiten. Innerhalb der Eigenproduktion eines Gewässers ist Phosphat häufig Minimumstoff. Die quantitative Entwicklung einer Organismenpopulation wird durch denjenigen äußeren Faktor begrenzt, welcher gemessen an seiner Inanspruchnahme im Minimum vorliegt. Die von Natur aus geringe Konzentration des Phosphats bewirkt in der Regel eine Begrenzung des Phytoplanktonwachstums. Im Wasser oligotropher Seen ist Phosphat etwa in der Größenordnung von $^1/_{1000}$ mg/l nachzuweisen. Planktonalgen verwerten solche geringen Mengen als lebenswichtigen Nährstoff und besitzen überdies die Fähigkeit, bei ausreichendem Angebot Phosphat in der zehnfachen Menge ihrer normalen Konzentration durch Inkorporation zu speichern (Einsele 1941 a).

Die Tatsache, daß der Minimumstoff Phosphor besonders durch eingeleitete Abwässer vermehrt und in seiner Wirkung als begrenzender Faktor aufgehoben ist, hat zur Folge, daß sich die Produktion organischer Substanzen erhöht und sich damit die im See vorhandene Biomasse vergrößert. So ist seit 1920 am Bodensee-Obersee die Produktion von Phyto- und Zooplankton um das 10- bis 30fache gestiegen. Die Sichttiefe nahm innerhalb von 35 Jahren dabei um 2 m ab (Elster/Nümann 1961). Nicht nur in quantitativer Hinsicht, sondern auch in seiner Zusammensetzung werden im Plankton Veränderungen beobachtet. Es treten neue für die Verschlechterung des Trophiezustandes charakteristische Arten auf. Am Bodensee kamen zu den bis 1955 bekannten Planktonkrebschen in den darauffolgenden

6 Jahren 6 neue Arten hinzu (Elster/Nümann 1961). Auch ein Wechsel in der Vergesellschaftung der Fischarten des Pelagials war für die Entwicklung charakteristisch (Kriegsmann 1955). Die vergrößerte Eigenproduktion des Gewässers bewirkt, daß der zur Verfügung stehende Sauerstoff kaum mehr zum aeroben Abbau der abgestorbenen organischen Substanz ausreicht. Innerhalb dieser Entwicklung setzen zunächst in der Schlamm-Wasser-Kontaktzone, später in den darüber liegenden Wasserschichten anaerobe Prozesse ein. Der Trophiezustand verschlechtert sich.

Innerhalb der jahreszeitlich bedingten Zirkulationsperioden, während derer die Schichtungszustände in stehenden Gewässern zerstört werden, kommt bei Seen in der Regel der größte Teil der Wassermasse mit der atmosphärischen Luft in Berührung und wird mit Sauerstoff gesättigt. Das Wasser eines Sees mit geringer Tiefe kann innerhalb eines nur kurze Zeit anhaltenden Sturms total umgewälzt werden und eine Sauerstoffsättigung erfahren. Bei einem tiefen See müssen dagegen Homothermie*) über die gesamte Seetiefe und Windeinwirkung viel länger zusammen wirksam sein, um totale Umwälzung zu erreichen. In ungünstigen Fällen kann es vorkommen, daß wegen ruhiger Großwetterlage die Umwälzung nur sehr unvollkommen stattfindet und der See mit einem Sauerstoffdefizit in die Sommerstagnation eintritt.

Unter Voraussetzung homothermer Schichtungsverhältnisse ist der Sättigungsvorgang von 2 Faktoren abhängig:

1. vom Wind
2. von der Größe der umzuwälzenden Wassermasse

Nach dem Lösungsgleichgewicht müßte erwärmtes Wasser weniger Sauerstoff enthalten als kaltes Tiefenwasser. In Wirklichkeit liegt bei durchgeführten Sauerstoffbestimmungen das Gegenteil vor. Das Epilimnion ist sauerstoffreicher als das Hypolimnion. Im Epilimnion steht die gesamte Wassermasse über die Oberfläche im Gasaustausch zur Atmosphäre. Das Wasser ist sauerstoffgesättigt. Zu Zeiten starker Assimilationstätigkeit des Phytoplanktons kommt es sogar zur Sauerstoffübersättigung der obersten Wasserschichten. Die Abnahme des Sauerstoffs im Meta- und Hypolimnion ist die Folge von Abbauvorgängen, die sich im freien Wasser oder am Boden des Seebeckens, in der Schlamm-Wasser-Kontaktzone abspielen. Das Ausmaß der Sauerstoffverarmung wird durch die Menge oxydierbarer Substanzen, die der Eigenproduktion des Sees entstammen, bestimmt. Der Nährstoffreichtum eines Sees kann daher anhand der Sauerstoffkurve beurteilt werden.

Neben der chemischen Analyse charakterisiert die in der Hauptsache anzutreffende Fischart den Trophiezustand eines Gewässers. Unter den fischereiwirtschaftlichen Seentypen sind nach Schäperclaus (1953, 135) Coregonenseen „meist größere Seen der Alpen, Voralpen und des norddeutschen Hügel- und Flachlandes, von 20 m und mehr Tiefe. Ufer ziemlich steilscharig. Kein oder wenig Faulschlamm in der Tiefenregion. Sommer-

*) Homothermie: Temperatur-Gleichheit

liche Sichttiefe etwa 2—15 m." Diese Seen gehören dem oligotrophen Typus an. Burkhardt (1941) hat innerhalb der oberbayerischen Seenplatte Chiemsee (Weitsee), Starnberger See, Ammersee, Staffelsee (nördlicher Teil), Schliersee, Tegernsee und Kochelsee zu den ausgesprochen oligotrophen Seen gerechnet. In den zurückliegenden 30 Jahren hat sich der Trophiezustand der Seen infolge erhöhter Abwassereinleitung durch die sich ausweitende Randbesiedlung verschlechtert.

Die zunehmende Eutrophierung hat für Coregonen veränderte Lebensbedingungen geschaffen. Der heutige Coregonensee entspricht einem Gewässer, das nach der fischereilichen Seentypenlehre ein „tiefer Bleisee" ist. Dieser weist eine nahrungsreiche Faulschlammschicht auf, mit Sauerstoffschwund und gegebenenfalls Schwefelwasserstoffvorkommen. Im Zuge solch einer Entwicklung tauchte am Bodensee beispielsweise die Frage auf, ob der See besser als Coregonensee oder als Barschsee zu bewirtschaften sei (Nümann 1964). Am Starnberger See liegen die Verhältnisse ähnlich. Hier sind es in der Hauptsache Weißfische, die ins Pelagial vorstoßen und steigende Anteile am Gesamtfang stellen.

„An Rotaugen herrscht im Würmsee nach wie vor eine wahre Plage. Es bedarf weiterhin erheblicher Anstrengungen, um den allzugroßen, für manche Nutzfische schädlichen Bestand, angemessen zu reduzieren" (Anonymus 1970).

Im Hinblick auf den Trophiezustand des Starnberger Sees zitieren Wachter (1959) und Näher (1963) übereinstimmend einen Hinweis Zorells (1954), wonach über Starnberger- und Ammersee keinerlei systematische Untersuchungen des chemischen Zustands existieren, wenn man von einigen Gesamtanalysen des Abdampfungsrückstandes absieht, die für die Beurteilung des Trophiezustandes ohne Bedeutung sind. Hierunter fällt die Arbeit von Gebbing (1902), eine Untersuchung von Halbfaß (1923) über die Alkalinität und eine Geschmacks- und Geruchsbestimmung des Starnbergerseewassers von Demoll (1958). Erst Wachter und Näher liefern vergleichbare chemische Analysen. Ergänzt werden diese Arbeiten in letzter Zeit durch Mitteilungen von Hamm (1968), der die Auswirkung der Sanierungsmaßnahmen an den oberbayerischen Seen beobachtet, und der Gewässergüteaufsicht der Regierung von Oberbayern (1968 — unveröffentlicht).

1. Wachters umfangreiche Sauerstoffmessungen in der Tiefenrinne ergaben:

November 1955 4,11 mg/l ≙ 30 % der Sättigung*)
April 1956 10,70 mg/l ≙ 92 % der Sättigung*)
November 1956 3,46 mg/l ≙ 35 % der Sättigung*)

Der darüber hinaus aufgestellte Jahreszyklus der Temperatur des Sees zeigt die weitgehende Abhängigkeit des Wärmehaushalts von den jahreszeitlichen Witterungsbedingungen. Der Temperaturanstieg des Oberflächen-

*) Prozentsätze nach Tab. 2, S. 23, ermittelt.

wassers innerhalb der ersten Jahreshälfte kann ungehindert vor sich gehen, da die Wirkung größerer Zuflüsse fehlt. Kurzfristige Wetteränderungen werden durch Reaktionen des Epilimnions, besonders der Sprungschicht angezeigt. In ihrer Lage und Ausgeprägtheit unterliegt sie vor allem im Frühjahr Veränderungen, die sich aus Niederschlägen, plötzlichen Abkühlungen oder kräftigen Winden, die wegen der ausgesetzten Lage des Sees ungehindert angreifen können, ergeben. Wachter hält es für möglich, daß die Vollzirkulation nicht immer in die Tiefenrinne hinunterreicht. Mitteilungen über Phosphatgehalte sind in der Arbeit nicht enthalten.

2. Phosphatgehalte sind den Untersuchungen Nähers zu entnehmen, dessen Literaturteil darüberhinaus eine umfangreiche Aufstellung aller Arbeiten enthält, die sich mit dem See in den verschiedenen naturwissenschaftlichen Disziplinen beschäftigt haben.
Phosphathöchstwerte (Juli 1960):

o-Phosphat = 0,15 mg/l
G-Phosphat = 0,17 mg/l

Der Verfasser schreibt dazu: „Ein Vergleich (der Phosphatwerte) mit anderen Seen zeigt zunächst, daß deren Werte weit überschritten werden, diejenigen des schon leicht eutrophierten Bodensees sogar noch teilweise um über das Zehnfache. Dieser auffallend hohe Phosphatgehalt des Würmseewassers kann nur auf die einfließenden Abwässer zurückgeführt werden . . ." (S. 426).

Die Sauerstoffkonzentrationen wurden weder in der Tiefenrinne noch zu den für die Beurteilung des Trophiezustandes wichtigen Zeitpunkten (vor Beginn und am Ende der Sommerstagnation) ermittelt. Besonders weist der Autor in seinem limnologischen Vergleich mit dem Zürichsee auf die ungünstigen Bedingungen hin, die durch das Fehlen eines Durchflusses entstehen (S. 441).

3. Hamm macht in seinem Bericht die allgemein gehaltene Angabe: „Eine Untersuchung zur späten Sommerstagnation 1967 zeigt noch die nahezu gleichen Verhältnisse an, wie sie aus den angeführten Arbeiten von Wachter und Näher bekannt sind" (S. 138).

4. Die Gewässergüteaufsicht findet im Oktober 1968 in 116 m Tiefe 3,3 mg Sauerstoff ≙ 34 % der Sättigung.
Phosphathöchstwerte dieser Untersuchung betragen:

o-PO_4 = 0,45 mg/l
G-PO_4 = 0,72 mg/l

II. Die Coregonen

1. Nomenklatur und Verbreitungsgebiet

Die Gattung *Coregonus* gehört zur Familie der Salmoniden. Im Sprachgebrauch sind die Fische unter verschiedenen Namen bekannt (vgl. Wagler 1937a, 375f). Allein am Bodensee werden den Fischen die Namen Blaufelchen, Silberfelchen, Sandfelchen, Samtfelchen, Braunfelchen, Gangfisch und Kilch gegeben. Am Starnberger See und im oberbayerischen Voralpengebiet werden die Fische Renken genannt. Der Grund für die Vielzahl der Namen liegt im Formenreichtum der Gattung begründet. Die Unterscheidung der einzelnen Arten innerhalb der Gattung *Coregonus* ist für den Fachmann schwierig.

Herkunft und Hauptverbreitungsgebiet der Coregonen ist der Norden. Der sog. „Coregonengürtel" erstreckt sich zirkumpolar über die nördlichen Teile von Amerika, Asien und Europa. In Europa verläuft er von Irland über Schottland, England, Jütland, Norddeutschland, über Skandinavien, Finnland, Polen und die baltischen Staaten nach Nordrußland (Meek 1916).

Die alpinen Vorkommen nehmen eine geographische Sonderstellung ein. Die Verbreitung in südlicher Richtung war von Einwanderungsmöglichkeiten abhängig, die durch nacheiszeitliche Flußverbindungen gegeben waren. So finden sich die Coregonen nur in solchen Becken, die mit dem nördlichen Vorland in Verbindung stehen oder gestanden haben. Auf der Alpensüdseite fehlen sie ursprünglich ganz. Die oberitalienischen Seen wurden erst durch die Verpflanzung von Coregonen aus Schweizer Seen und dem Bodensee besiedelt (Wagler 1937a).

2. Artensystematik

Beiträge zur Artensystematik sind seit den ersten genaueren Beschreibungen der Coregonen durch Mangolt (1557) und Geßner (1575) in der gesamten Coregonenliteratur zu finden. Die Arbeiten Wartmanns (1777), Blochs (1783) und von Rapps (1853) haben versucht, die Formenfülle der Gattung *Coregonus* systematisch einzuordnen, wobei sich die Schwierigkeit ergab, ein wissenschaftlich haltbares System zu entwickeln. Ausganspunkt aller dieser Arbeiten war der Versuch, die einheimischen Formen mit den nordischen Vertretern in Verbindung zu bringen. Bei dem Bemühen, die Arten zu differenzieren, führte man sich ergebende Unterschiede auf oberflächliche Unterscheidungen nach Gestalt, Färbung und Größe zurück, so daß die Aussagen keinen wissenschaftlichen Halt hatten.

Erst Nüßlin (1882) wandte Methoden an, Körpermerkmale durch Messungen und Ermittlung von Proportionalzahlen festzulegen. Sein Versuch, die Artenunterscheidung nach Länge und Anzahl der Kiemenreusendornen vorzunehmen, ging als charakteristisches Merkmal der Artendifferenzierung ein.

Wagler (1937a, 367ff.) faßt alle bis zu diesem Zeitpunkt erschienenen Beiträge zusammen, wobei er darauf hinweist, daß sich annähernd alle Un-

tersuchungen auf die Coregonenpopulation des Bodensees beziehen. Bei der Ausarbeitung seines Systems stützt er sich auf eigene Untersuchungen, bei denen taxionomische Werte von über 13 000 Exemplaren aus den Seen des alpinen Bereichs biometrisch ausgewertet wurden. Er unterscheidet 4 Coregonenarten, wobei diese allein im Bodensee und Thunersee nebeneinander vorkommen:

1. *Coregonus wartmanni* Bloch — Blaufelchen
   = große Schwebrenke.

   Diese besitzt in der Regel 30—40 lange Reusendornen auf dem ersten Kiemenbogen, selten unter 30 oder über 40. Der Rücken ist dunkelblau bis dunkelgrün. Die Flossen sind mehr oder weniger stark geschwärzt. Beim Blaufelchen handelt es sich um einen reinen Freiwasserfisch, der nur Plankton oder freischwebende Organismen (z. B. Insektenpuppen) frißt. Das Laichgeschäft wird im freien Wasser verrichtet.

2. *Coregonus macrophthalmus* Nüßlin — Gangfisch
   = kleine Schwebrenke.

   Sie besitzt 35 bis über 40 lange Reusendornen — selten weniger als 35. Der Gangfisch ist ein Freiwasserfisch, bevorzugt aber Ufer- und Bodennähe. Das Laichgeschäft findet in der Uferregion und in Bodennähe statt.

3. *Coregonus fera* Jurine — Sandfelchen
   = große Bodenrenke.

   Sandfelchen haben 20—30 kurze Kiemenreusendornen. Der Fisch lebt an der Halde und in flachen Seeteilen immer in Bodennähe. Als Nahrung dienen in der Hauptsache Bodentiere, besonders Muscheln und Schnekken. Die Laichplätze liegen im flachen Wasser.

4. *Coregonus acronius* von Rapp — Kilch
   = kleine Bodenrenke.

   Der Kilch weist im Mittel weniger als 25 Kiemenreusendornen auf. Er ist ein Tiefseefisch, der dort in Bodennähe lebt und Bodentiere frißt. Die Eiablage findet immer in größerer Tiefe statt. Er ist der seltenste Vertreter der 4 Arten.

Nach Ansicht Waglers lassen sich die Coregonenpopulationen der einzelnen Seen in eine oder mehrere der 4 Arten aufspalten, wobei sich die Arten durch ihre Biotope streng voneinander abgrenzen.

Die von anderen Autoren geführten Untersuchungen der Coregonenpopulationen zeigen im Gegensatz dazu, daß fast jeder See seine ihm eigentümliche Form hat. Man erklärt die Formenfülle mit der Neigung der Coregonen, nach Zuwanderung in die Seen durch den Druck der veränderten Umwelt in verschiedene Formen aufzuspalten (Klunzinger 1884, Thienemann 1912, Dottrens 1959, Karbe 1964a, 1964b)

Nach Thienemann soll aus dem Silberfelchen (*Coregonus fera* = Bo-

denrenke) des Bodensees nach seinem Einsatz in den Laacher See in einem Zeitraum von 40 Jahren eine gänzlich veränderte, planktonfressende Schwebrenke geworden sein. Dieser Tatbestand, Inhalt einer neueren Arbeit über die Laacher Coregonen (Miegel 1966), ist in die Fachliteratur als Beispiel für eine „milieubedingte Artumwandlung" eingegangen.

Dottrens hat mittels statistischer Methoden versucht, die Kenntnis der europäischen Coregonenarten zu vertiefen. Bei seiner Arbeit stand ihm auch Untersuchungsmaterial vom Starnberger See zur Verfügung. Seine Erkenntnisse faßt er wie folgt zusammen: „Les quelque 60 populations que j'ai étudiées biométriquement peuvent se classer, quant à la variabilité du nombre des branchiospines, mais d'une manière quelque peu arbitraire, en trois catégories: populations pures ou relativement pures, populations relativement peu modifiées par mélanges, introgression ou hybridations, populations nettement altérées" (S. 31).

Dottrens kommt zu dieser Anschauung durch die Verteilung der Merkmalswerte. Verlauf und Variationsbreite des Häufigkeitspolygons geben Aufschluß über den Grad der Einheitlichkeit einer Population. Nach diesen Kriterien teilt er die Coregonen der Seen ein in Populationen, die annähernd einheitlichen oder leicht bis stark heterogenen Charakter aufweisen.

Karbe ordnet die sog. Braunfelchen, die in letzter Zeit in den Fängen des Bodensees vermehrt auftreten, keiner der klassischen Coregonenformen zu, sondern sieht in ihnen Bastardformen, die man mehr oder weniger an eine der bekannten Arten anlehnen kann.

Erste Angaben über Coregonen des Starnberger Sees finden sich bei Westenrieder (1784) in seiner „Beschreibung des Wurm- oder Starenbergersees". Das Büchlein stellt eine bibliophile Rarität dar. Ein Kapitel ist den Fischen des Sees und dem gehandhabten Fischfange gewidmet. Von der Anschaulichkeit der Darstellung soll das Nachstehende überzeugen. Alle Zitate wurden den Seiten 131 bis 139 entnommen.

„Der Renke (Salmo) gehört unstreitig unter die gesündesten, und schmackhaftesten Fische in ganz Deutschland. Er wird fast in allen baierischen Seen, aber von der vortreflichsten Art in dem Würmsee angetroffen. In seiner ersten Jugend wird er Züngel, nach einem Jahr Riedling, und wenn 7 bis 8 ein Pfund wägen, Bodenrenke genannt. Sie erreichen 7 bis 8 Pfund, und wohl etwas darüber." Was Westenrieder an Namen anführt, sind nicht Speciesnamen im heutigen Sinne, sondern Bezeichnungen durch die Fischer. Auf die Beschreibung der Renken, wobei besonders auf das „lanzetförmige" des Fischkörpers und auf dessen Färbung eingegangen wird, folgen Angaben zur Artensystematik in Form von Auszählung der Flossen- und Schwanzstrahlen. Er schreibt: „Diese unvergleichliche Forellenart dürfte wahrscheinlich in einem System zwischen der großen und kleinen Maräne, die Hr. Dr. Bloch in seiner Naturgeschichte der Fische beschrieben hat, in der Mitte stehen. Näher kommt sie der letztern, unterscheidet sich aber durch eine ansehnlichere Größe, eine kleinere Mundöffnung, und die Punkte an den Silberschuppen."

Auf Einhaltung der Fischordnung wurde strengstens geachtet. „Der Renkenfang ist vom ersten Sontag in der Fasten bis Galli erlaubt, und außer dieser Zeit bey Verlurst der Fischergerechtigkeit verboten." Die Fischer unterstanden festen Anordnungen über den Einsatz der Fanggeräte (Segen und Angeln). „Ferner haben die Fische ihr Pritlmaaß, und die zu gering befunden werden, muß man nach dem See zurückwerfen ... Zur Handhabung dieser und anderer Gesätze ist der Seerichter gehalten, viermal das Jahr Untersuchungen vorzunehmen, und allenthalben streng auf Ordnung zu dringen." Die Einhaltung der Ordnung war deshalb von besonderer Bedeutung, da zur damaligen Zeit die Zahl der Fischereiberechtigten fast dreimal so hoch war wie heutzutage (37).

„Es sind 99 Fischereigerechtigkeiten um den See, deren Inhaber glücklich sind, wenn sie in einer glücklichen Einfalt und Mäßigkeit ihres Lebens frühzeitig gelernt haben, mit dem sparsamen Erwerb, den sie in dem Schweiß ihres Angesichts erlangen, genügsam zu seyn. ‚Wir haben weder diesen noch ienen Fisch, den wir oft gefangen haben, iemals gegessen', sagten sie, als ich sie fragte, wie ihnen die Fische geschmeckt haben. Sie sind von der Hofnung, iemals zu großen Reichthümern gelangen, oder entgegen in eine schmutzige Armuth verfallen zu können, gleichweit entfernt, und leben gewöhnlich bey einer guten Gleichmüthigkeit in einer fast beneidenswürdigen Ruhe. Sie erreichen meist ein hohes Alter, und sterben, wie die Bäume, zur Zeit, wann die Natur ausgebraucht ist."

Erst sehr viel später erscheint ein weiteres Werk, in dem zu Fragen der Artensystematik im Starnberger See Stellung genommen wird. Grote, Vogt, Hofer (1909) unterscheiden zwei Formen:

1. Bodenrenke oder Weißfelchen. Diese Fische laichen in der zweiten Novemberhälfte, wobei sie in Ufernähe in 2—3 m Wassertiefe ihre Eier ablegen. Der Bestand hat gegenüber früheren Verhältnissen abgenommen, wofür der Rückgang der Laichkräuter (Characeen) infolge Wellenschlags der Dampfschiffe verantwortlich gemacht wird (vgl. Schneider 1893).

2. Kleine Starnberger Renke. Ihr Gewicht bleibt so gering, daß lediglich 3—4 Fische auf ein Pfund gehen. Dem Aussehen nach ähnelt diese Art sowohl dem Blaufelchen wie auch dem Gangfisch. Nach den Angaben der Körperproportionen stimmt die kleine Starnberger Renke aber mit beiden Formen nicht überein, sondern bildet eine Zwischenform. Das Laichgeschäft findet in der zweiten Novemberhälfte in Seemitte statt.

Seligo (1926, S. 342 f.) schreibt: „Der Blaufelchen des Würmsees bleibt viel kleiner als der Bodensee-Blaufelchen, er wird in der Regel nur 125 bis 165 g schwer, in den 90iger Jahren des vorigen Jahrhunderts gab man das Durchschnittsgewicht mit 70 bis 85 g an".

Nach Haempel (1930) werden von den Fischern des Starnberger Sees 2 Renkenformen „bezeichnet":

1. Bodenrenke oder Weißfelchen, die der Bodensee-Bodenrenke *(Coregonus fera)* ähnlich sein soll und 500 bis 750 g schwer wird.

2. Eine pelagisch lebende, zwischen *Coregonus wartmanni* Bloch und *Coregonus macrophthalmus* Nüßlin stehende Form, die 125 bis 165 g schwer wird.

Wagler (1937a) weist unter Angabe seiner Arbeitsmethoden für den See 2 Formen nach:

1. *Coregonus macrophthalmus* Nüßlin.

2. *Coregonus fera* Jurine.

Etwas später (1939, 4) schreibt er: „Im Würmsee kommt, wie das von vornherein zu erwarten war, neben dem Gangfisch der Blaufelchen vor . . .".

Die Methodik der Artenbestimmung ist von Wagler (1937, 347 ff.) ausführlich beschrieben worden. Hauptaugenmerk legte er bei seinen Analysen auf die Zahl der Kiemenreusendornen und auf den „Abwachs" der Fische, einem Kriterium, in dem er „ein ganz hervorragendes Merkmal" für die Unterscheidung der Arten im alpinen Coregonenraum erkannte. Die Erforschung der Starnberger See-Coregonen scheint Wagler nicht gleichermaßen am Herzen gelegen zu haben, wie die Kenntnis der Coregonenpopulationen anderer „alpiner" Seen. In diesem Verhalten dürfte die Erklärung für die Unsicherheit bei der Artenbestimmung der Starnberger See-Coregonen zu sehen sein. Eine größere zusammenhängende Untersuchung der Coregonenpopulation des Starnberger Sees hat Wagler nicht durchgeführt. Weder in seinen Veröffentlichungen noch in unveröffentlichten Aufzeichnungen, die in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates einzusehen sind, finden sich jene ausführlichen Beschreibungen, wie sie von Wagler etwa über Coregonen des Ammersees, Chiemsees, Tegernsees oder Bodensees angefertigt worden sind. Angaben beispielsweise über Aussehen oder charakteristische Verhaltensweisen liegen nicht vor. Lediglich in der „Systematik der Voralpencoregonen" (1937, 390) findet sich die Abbildung eines Kiemenreusenapparates von einem „Gangfisch" aus dem Starnberger See. In der gleichen Abhandlung (S. 347 ff.) sind darüber hinaus in tabellarischer Form Werte für taxionomisch wichtige Körpermerkmale enthalten, nach deren Auswertung Wagler auf das Vorhandensein von Gangfisch und Sandfelchen schloß.

III. Fischereibewirtschaftung

Die von Jahr zu Jahr schwankenden Renkenerträge kennzeichnen sowohl die Seen des Voralpengebietes (Wagler 1938), wie auch die norddeutschen (Willer 1934) und nordischen Coregonenseen (Järvi 1928, Svärdson 1949).

Willer teilt die Seen nach ihren Ernten ein in:

1. schlechte Maränenseen	—	25	— 250	kg/km²
2. mäßige Maränenseen	—	250	— 500	kg/km²
3. gute Maränenseen	—	500	—1000	kg/km²
4. sehr gute Maränenseen	—		<1000	kg/km²

Ertragsunterschiede einzelner Seen sind nach seiner Ansicht Folge jeweiliger Gewässereignung für die Coregonen. Damit ist die Ertragsfähigkeit durch die Bonität des Gewässers limitiert und der Versuch, durch langfristige Bestandsverbesserungen zu Ertragssteigerungen zu kommen, zwecklos.

Im alpinen Coregonenraum machte man die Ertragsschwankungen zum einen von der Größe des Bestandes an Laichfischen abhängig (Wagler 1938, Nümann 1970). Dieser Bestand wird durch die Befischungsintensität und die Maschenweite der Fanggeräte reguliert, so daß es den Fischern selbst an die Hand gegeben ist, durch maßvollen Einsatz ihrer Mittel zu höheren Erträgen zu gelangen. Einen anderen Grund sah man in der außerordentlich hohen Vernichtung der Laichprodukte. Elster (1944) hat bei einer Untersuchung der Abhängigkeit des Fangergebnisses von der Laichmenge für den Bodensee eine Vernichtungsziffer von 1100 bis 21 000 nachgewiesen, d. h., so viele Eier müssen zur Erzeugung eines fangfähigen Fisches abgelegt werden. In den Schwankungen der jährlichen Vernichtungsziffer ist mit ein Grund für die unterschiedlichen Erträge zu sehen. Um trotz dieses Sachverhalts zu den erwünschten Höchsterträgen zu gelangen, führte man die sog. künstliche Erbrütung ein. Hierbei werden die Eier in Brutanstalten mit künstlich zugeführtem Wasser bis zum Schlüpfen der Larven erbrütet. Die Brut wird anschließend dem Gewässer übergeben.

Für die Anlage von Brutanstalten hatte man folgende Gründe:

a) Höhere Befruchtungszahlen. Man glaubte nämlich, daß bei natürlicher Eiablage nur ein geringer Prozentsatz der Eier befruchtet würde.

b) Schutz vor der Eivernichtung durch Laichräuber (Trüsche, Saibling, Kilch).

c) Erzeugung vitalerer Brut.

Dagegen hatten die Versuche Elsters (1933) mit der Schlittendredge erwiesen, daß annähernd 90 % der Eier beim natürlichen Laichvorgang befruchtet werden. Zudem lehrte die Praxis, daß Laichfischfang keine Vorteile für die Seenbewirtschaftung bringt. Es werden nämlich stets ebenso viele oder mehr unreife, für die Gewinnung der Laichprodukte ungeeignete Rogner dem Gewässer entzogen, so daß darüberhinaus natürliche Fortpflanzung verhindert wird. Überdies geht von den Laichmengen, die in die Brutanstalt gelangen, ein großer Teil durch Absterben verloren, was z. T. auf unsachgemäße Behandlung der Laichprodukte durch die Fischer zurückzuführen ist. Nach Elster (1950) entspricht das Erbrütungsergebnis nur etwa 15 % der dem See entzogenen Eimenge. „Auch die Behauptung, die ausgesetzte Brut sei lebenskräftiger als die im See entstandene und käme daher besser fort als jene, vor allem, weil sie den Aufstieg vom Seeboden spare und sofort in die belichtete Zone gelange, entbehrt jeder Begründung (Wagler 1941, 491)". Die im Bodensee in den dreißiger Jahren durchgeführte künstliche Erbrütung hatte keine Verbesserung der Fangergebnisse zur Folge (Nümann 1937, Elster 1944).

Man kam nun zu der Ansicht, daß die Nachwuchsvernichtung weniger mit den vermuteten Gefahren, denen der Laich ausgesetzt ist, zusammenhängt. Einsele (1941 b, 296) spricht von triftigen Gründen, die zur Annahme führen, „... daß weitaus die meisten Brütlinge über das Brütlingsstadium nicht hinauskommen, sondern im See absterben, bevor es ihnen gelingt, die Anfangsschwierigkeiten beim Übergang zu selbständiger Ernährung zu überwinden."

Elster (1950) begründet diese These mit der ungenügenden winterlichen Nahrungskonzentration und der Schwierigkeit der Coregonenlarven, ihrer Nahrung erfolgreich nachzustellen (vgl. Braum 1964). Auch Kriegsmann (1949) glaubt an eine hundertprozentige Vernichtung kurz nach dem Schlüpfen ausgesetzter Brut, die neben dem Nahrungsproblem mit der mangelnden Schwimmfähigkeit der Larven zu begründen ist. Um den Nahrungsengpaß zu umgehen, schlug man am Bodensee zwei Wege ein:

Die Erbrütung des Laiches wird jetzt mit künstlich abgekühltem Wasser durchgeführt (Kalterbrütung). Hierbei beträgt die Wassertemperatur ca. 1° C. Durch die Temperaturerniedrigung wird der van T'Hoffschen RGT-Regel gemäß die Entwicklung der Eier verlangsamt, so daß das Schlüpfen der Brut zu einem Zeitpunkt erfolgt, bei dem im See für die ausgesetzte Brut günstigere Nahrungsbedingungen vorherrschen. Darüberhinaus ist Kaltbrut kräftiger und weist geringere Sterblichkeit auf. „Die Kaltbrut hat im allgemeinen gegensätzlich zu den uns bekannten warmerbrüteten Felchen nur noch einen relativ kleinen Dottersack. Daraus kann man schließen, daß die Nahrungsreserven, die im Ei mitgegeben worden sind, bei dieser Art der Erbrütung wesentlich weiter zum Aufbau des Körpers verwendet werden, als dies bei der frühgeborenen Warmbrut mit ihrem großen Dottersack der Fall war. Entsprechend diesen Vorstellungen sind die Kaltbrütlinge vitaler, lebhafter und vor allem beginnen sie nach kürzerer Zeit zu fressen" (Grim 1951 b, 31). Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß schon einige Jahre vorher in der Schweiz (Ammann, Steinmann 1948) und im Salzkammergut (Einsele 1941 b) die Kalterbrütung mit gutem Erfolg durchgeführt wurde.

Eine andere Möglichkeit sieht man in der Anfütterung der geschlüpften Larven. Wagler (1927) hatte mühelos Brütlinge in Aquarien und Versuchsteichen vorstrecken können. Die Nahrung hatte er mit Motorboot und Planktonnetz aus dem Bodensee gewonnen. Das Anfüttern dauert gewöhnlich 2—4 Wochen (Elster 1950), dann haben die Fische das Fressen gelernt und finden bei ihrem Aussetzen in den See überdies günstige Nahrungsbedingungen vor. Vorstreckbrütlinge von 20 mm Länge sind bereits gut zum Aussetzen geeignet, da sie den Gefahren durch die niedrige „Greifbarkeit des Planktons" (Demoll 1933) jetzt voll gewachsen sind (Einsele 1941 b).

An den Seen, an denen Kalterbrütungsanlagen vorhanden sind, hat man beide Möglichkeiten zu kombinieren versucht. Nach dem Schlüpfen der Brut, Ende März bis Mitte April, wird ein Teil in Vorstreckbecken angefüttert, der Rest sofort ausgesetzt. In der Menge der anzufütternden Brut ist

man abhängig von der Arbeitszeit, die für Planktonfang zur Verfügung steht. Seit 1950 haben sich Kriegsmann und Mitarbeiter um Automatisierung des Planktonfangs bemüht, wobei mehrere Anlagen versuchsweise im Einsatz waren. Seit 1968 arbeitet vor der Insel Reichenau im Untersee des Bodensees eine Planktonfanganlage, die es gestattet, ohne Einsatz von Personal jährlich 5 Millionen Brütlinge auf 20 mm vorzustrecken (Kriegsmann 1970). Nachdem von wissenschaftlicher Seite aus durch Anwendung beider Methoden Voraussetzungen zu Ertragsverbesserungen geschaffen waren, droht dem Coregonenbestand erneut Gefahr.

Die zunehmende Eutrophierung hat durch das gesteigerte Nahrungsangebot für alle Fischarten beschleunigtes Wachstum und dadurch deutlich höhere Erträge erbracht. Daß dieser Tatbestand auch für die Coregonen Geltung besitzt, geht seit Mitte der fünfziger Jahre aus den Fangstatistiken der Coregonenseen hervor. Im ehemals oligotrophen Bodensee wurden von 1910 bis 1915 jährlich etwa 120 000 kg Felchen gefangen. In der nachfolgenden Zeit stiegen die Erträge langsam an. In den dreißiger Jahren lagen sie zwischen 120 000 und 500 000 kg. 1956 kam es dann zu einer Rekordernte von 840 000 kg.

Am Starnberger See ist im Zuge dieser Entwicklung aus dem 36 Jahre (1920 bis 1956) lang schlechten Maränensee (Willer) ein sehr gutes Gewässer geworden. Dies wird durch Erträge von fast 1300 kg/km² (13 kg/ha) verdeutlicht. Daß die Coregonen tatsächlich bei verbessertem Nahrungangebot doppelt so schnell wachsen können, hat Probst (1939) durch Versuche mit Renken in Karpfenteichen nachgewiesen. Mit der Wachstumsbeschleunigung stieg auch Fettgehalt und Nahrungswert (Morawa 1963).

Andererseits wachsen die Fische durch das vergrößerte Nahrungsangebot so schnell, daß sie bereits im zweiten Lebensjahr (Altersklasse I+) über das Schonmaß hinauswachsen und fortgefangen werden, ohne je gelaicht zu haben. Die natürliche Erhaltung der Coregonenbestände ist damit gefährdet. Da die Geschlechtsreife der Fische nicht nur vom Alter sondern auch von der Körperlänge beeinflußt wird, werden durch das beschleunigte Wachstum auch Fische der Altersklasse I+ reif (Nümann 1962). Den bisherigen Erfahrungen zufolge weisen die Fische verminderte Qualität des Rogens auf, so daß von Frühreife gesprochen werden muß. Gonaden und Eier sind bei frühreifen Fischen kleiner. Kleinere Eier bewirken kleinere Brütlinge, die von ihrer Konstitution her geringere Überlebenschancen haben. Damit in Verbindung stehend hat sich die Sterblichkeit der Embryonen von 20 auf 50 % vergrößert (von Kraft et al. 1963). In den Längenklassen ist die Zahl der nicht reif gewordenen Rogner erheblich gestiegen. In den Klassen 29 bis 31 cm sind heute im Gegensatz zu den Verhältnissen, wie sie aus den dreißiger Jahren bekannt sind, 50 bis 65 % unreif.

Neben der Verschlechterung der Laichprodukte muß auch damit gerechnet werden, daß bei weiterer Sauerstoffverringerung am Seeboden die Laichplätze ihre Funktionstüchtigkeit verlieren. Die Coregoneneier erstikken dann während ihrer Entwicklung infolge Sauerstoffmangels (Kriegsmann 1968).

Eine dritte Gefahr erwächst den Beständen aus der Art und Weise ihrer Befischung. In erster Linie wurde und wird die Coregonenfischerei mit Netzen betrieben. Man unterscheidet zwischen Zuggarnen (Sege) und Stellnetzen. Zuggarne bestehen aus rechteckigen Netzstücken, die, nachdem sie kreisförmig ausgelegt worden sind, sofort wieder eingeholt werden. Die gefangenen Fische werden in einem Sack am Ende des Netzes aus dem Wasser gehoben. Abbildung und Beschreibung einer Renkensege, wie sie am Würmsee in Gebrauch war, findet sich bei Wagler (1938, 75). Die Maschenweite des engmaschigen Sackes kann durch schnelles Einholen verkleinert werden, so daß die Gefahr der Befischung untermassiger Bestände besteht. Aus diesem Grunde ist das Fischen mit der Sege verboten — am Starnberger See seit 1960. Derzeit wird ausschließlich mit Stellnetzen gefischt.

Stellnetze sind einwandige Netztücher von langrechteckiger Form. Sie werden im Wasser mehr oder weniger beweglich aufgestellt, so daß sie die Wanderwege der zu fangenden Fische versperren. Sie sind passive Fischereigeräte, die von den Fischen aufgesucht werden müssen. Um zu guter Fängigkeit zu gelangen, muß das Fanggerät so gestaltet sein, daß die Netzwand auf die Fische nicht abschreckend wirkt. Die Fängigkeitsfaktoren sind nach von Brandt (1952):

a) die Stärke des Netzgarns
b) Weichheit des Netzmaterials
c) Geruch der Netze — besonders bei frischkonservierten Netzen
d) Farbe und Sichtbarkeit der Netze
e) Fischverhalten

Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß die Fängigkeit eines Stellnetzes mit der Zahl der schon im Netz gefangenen Fische abnimmt (Kennedy 1951).

Die Fische fangen sich besonders nachts in den für sie schlecht bemerkbaren Netzwänden, wobei sie sich, bei dem Versuch durch die Maschen zu gelangen, je nach Fischart hinter den Kiemendeckeln oder vor der Rückenflosse einklemmen. Ist ihr größter Umfang kleiner als die Maschenweite, können sich die Fische hindurchzwängen. Ist ihr Umfang größer, bleiben sie hängen. Auf diese Weise wirkt das Netz wie ein Sieb. Die Maschenweite bestimmt das Schonmaß. Sie wird in der Praxis durch Angabe ihrer Kantenlänge gekennzeichnet. Die Anpassung der Maschenweite an die biologischen Gegebenheiten wurde und wird als wichtige Forderung zur Ertragsverbesserung der Coregonenfischerei angesehen (Wagler 1937b, Elster 1944, Nümann 1962). Die Praxis hat es versäumt, die Maschenweite der Netze dem beschleunigten Wachstum der Fische anzugleichen. Die daraus resultierende teilweise Befischung der Altersklasse I+ bewirkt, daß das bis zur Laichzeit weggefangene Material für die Regeneration des Bestandes ausfällt. Die Schonung der Bestände ist nicht gewährleistet. Die Intensität moderner Befischung bewirkt, daß sich der Ertrag beinahe ausschließlich aus der Befischung eines Jahrgangs ergibt. Bei Erreichen des Schonmaßes wird

dieser Jahrgang innerhalb einer Fangperiode fast vollständig herausgefangen. Natürliche Verluste treten nicht mehr auf.

Die verschiedenen Eigenschaften des Netzmaterials in bezug auf die Fängigkeit trat besonders deutlich hervor, als Baumwolle als Netzmaterial durch synthetische Faserstoffe ersetzt wurde. Diese Entwicklung nahm in Deutschland 1950 ihren Anfang. Synthetische Stellnetze sind, abgesehen von der Unfaulbarkeit und besseren Haltbarkeit des Materials, „in vielen Fällen den baumwollenen in bezug auf die Fängigkeit erheblich überlegen" (Steinberg 1961, 174). Aus der Vielzahl synthetischer Faserstoffe eignet sich die Gruppe der Polymidfasern mit ihren wichtigsten Vertretern Nylon und Perlon am besten für Fischnetze (Klust 1957). Durch die Verwendung synthetischer Materialien hat die Fischerei seit Mitte der fünfziger Jahre einen außerordentlichen Aufschwung erlebt, der zum Teil zur Überfischung der Bestände geführt hat (Nümann 1961).

Der Einsatz von Perlondraht als Netzmaterial, größerer Netzhöhe sowie zu niedriger Maschenweite wird den veränderten biologischen Verhältnissen der Seen nicht mehr gerecht. Die Bestände gehen teilweise wegen Fehlens ausreichender Nachkommenschaft zurück.

D. Material und Methodik

I. Wasseruntersuchungen

Für die Entnahme der Wasserproben mit einer Ruttner-Schöpfflasche stand ein Fischerboot mit Motor zur Verfügung. Die Methoden zur Sauerstoff- und Phosphatbestimmung entsprechen dem „Deutschen Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung" (Weinheim 1960). Die Wasserproben wurden innerhalb der Tiefenzone (110—120 m) vor Beginn und am Ende der Sommerstagnation genommen.*)

Das Lösungsgleichgewicht von Gasen in Wasser ist nicht nur von der Temperatur, sondern auch vom Druck abhängig. So ist die Sauerstoffsättigung von Gewässern verschiedener Höhenlage gegenüber der Luft unterschiedlich. Der angeführten Tab. 2 sind die Sauerstoffsättigungswerte des Starnberger Sees zu entnehmen, die mit Hilfe eines Sauerstoff-Kalkulators der Fa. Loga/Schweiz berechnet wurden. Die Werte sind — wie allgemein üblich — in mg/l angegeben.

Die Fixierung der aktuellen Sauerstoffgehalte erfolgte bereits im Boot. Alle weiteren Proben wurden ohne Vorbehandlung im Laboratorium der Gewässergüteaufsicht der Regierung von Oberbayern untersucht.**)

Der angesammelte Schlamm auf dem Seeboden in der Tiefenzone setzte den Aufsatzmechanismus des Schöpfers außer Betrieb. Das Gerät fand beim

*) Ausführliche Angaben hinsichtlich Untersuchungsart und -zeitpunkt, sowie Einzelheiten der Sauerstoff- und Phosphatbestimmung siehe Kölbing (1972).

**) Für die großzügige Unterstützung dieser Arbeiten bedanke ich mich herzlich bei den Herren RD Dr. W. Fritsch und ORR Dr. W. Näher.

Aufsetzen keinen genügenden Widerstand, so daß sein Schließmechanismus nicht funktionierte. Von oben ließ sich wegen der „weichen Landung" nicht genau feststellen, wie der Schöpfer reagierte. Um „klare" Proben zu erhalten, wurde nach dem vermeintlichen Aufsetzen immer ein wenig aufgezogen und der Verschlußmechanismus von oben ausgelöst. Alle Angaben sind daher nur für die Verhältnisse ca. 0,5 m über Grund verbindlich.

Tab. 2: Sauerstoff-Sättigungswerte des Wassers in Abhängigkeit von t, bezogen auf 600 m über NN (Starnberger See: 584 m), angegeben in mg/l, berechnet mit dem O_2-Kalkulator der Fa. Loga.

t°C	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
1	12,78	12,74	12,70	12,66	12,62	12,58	12,54	12,50	12,47	12,43
2	12,40	12,37	12,34	12,30	12,25	12,21	12,17	12,13	12,10	12,07
3	12,04	12,00	11,96	11,93	11,88	11,85	11,82	11,79	11,66	11,73
4	11,70	11,67	11,64	11,61	11,58	11,55	11,52	11,49	11,46	11,44
5	11,42	11,39	11,36	11,33	11,30	11,25	11,23	11,20	11,17	11,15
6	11,13	11,10	11,07	11,04	11,02	11,00	10,97	10,94	10,91	10,88
7	10,85	10,82	10,79	10,77	10,75	10,73	10,70	10,67	10,64	10,62
8	10,60	10,58	10,56	10,54	10,52	10,50	10,47	10,45	10,43	10,40
9	10,38	10,35	10,32	10,29	10,26	10,23	10,20	10,18	10,15	10,14
10	10,12	10,09	10,06	10,04	10,02	10,00	9,98	9,96	9,94	9,92
11	9,90	9,88	9,86	9,84	9,82	9,79	9,77	9,75	9,73	9,71
12	9,68	9,66	9,64	9,63	9,61	9,59,	9,56	9,53	9,51	9,49
13	9,47	9,45	9,43	9,41	9,39	9,37	9,35	9,33	9,31	9,29
14	9,26	9,24	9,22	9,21	9,19	9,18	9,16	9,14	9,12	9,10
15	9,08	9,06	9,04	9,02	9,00	8,98	8,96	8,95	8,93	8,91
16	8,90	8,88	8,87	8,85	8,84	8,82	8,80	8,78	8,76	8,74
17	8,72	8,70	8,69	8,67	8,66	8,64	8,62	8,60	8,58	8,56
18	8,55	8,53	8,51	8,50	8,49	8,47	8,45	8,43	8,42	8,41
19	8,40	8,38	8,36	8,34	8,32	8,31	8,30	8,28	8,27	8,25
20	8,23	8,21	8,19	8,18	8,17	8,16	8,14	8,12	8,10	8,09
21	8,08	8,06	8,05	8,04	8,03	8,02	8,00	7,98	7,96	7,95
22	7,94	7,93	7,91	7,89	7,88	7,87	7,85	7,83	7,82	7,81
23	7,80	7,78	7,76	7,75	7,74	7,73	7,71	7,69	7,68	7,67
24	7,66	7,64	7,63	7,61	7,60	7,59	7,57	7,56	7,55	7,54
25	7,53	7,51	7,50	7,49	7,48	7,47	7,46	7,45	7,44	7,43

II. Fischvermessungen

Unterschiede im Körperbau können durch biometrische Analysen sichtbar gemacht werden. Innerhalb der biometrischen Betrachtung einer Population wird eine mathematisch-statistische Behandlung zahlenmäßig erfaßter Körpermerkmale vorgenommen (Weber 1972). Unter Berücksichtigung einer großen Stichprobe kann nach dem Verlauf der Häufigkeitsverteilung auf die Zusammensetzung einer Population geschlossen werden. Von der Grundgesamtheit aller Renken des Starnberger Sees wurde in der Zeit von März bis Oktober 1971 eine Stichprobe von 487 Exemplaren gezogen. Von jedem Fisch wurden nachstehende Werte von taxionomisch wichtigen Merkmalen bestimmt.

1. Die Anzahl der Kiemenreusendornen
   Es wurde der erste Kiemenbogen herauspräpariert; nach anschließender Spülung ließ sich die Dornenzahl einwandfrei bestimmen.
2. Die Zahl der Schuppen auf der Seitenlinie der linken Körperseite
   Es wurden nur diejenigen Schuppen gezählt, die einwandfrei vom Seitenlinienkanal durchbohrt waren.
3. Die Gesamtlänge — Lt = Longitudo totalis
   Die Schwanzflosse wurde dabei normal gespreizt
4. Die Körperlänge — Lc = Longitudo corporis
   Sie ergibt sich aus der Entfernung der Schnauzenspitze zur Projektion des Punktes auf die Körperlängsachse, an dem die proximalen dorsoventralen Begrenzungen der Schwanzflosse in den Schwanzstiel übergehen
5. Die Höhe des Schwanzstieles
   Die Messung erfolgte an der schmalsten Stelle
6. Die Kopflänge
   Sie stellt die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Hinterecke des Suboperculums dar
7. Der Augendurchmesser
   Er wurde quer zur Körperlängsachse gemessen.

Bei der Entnahme der Stichproben wurden alle Bezirke des Sees wenigstens einmal erfaßt. Durch die Verwendung des Netzsatzes als Schweb- und Bodensatz erfolgte eine Befischung von der Seeoberfläche bis zur Tiefe von ca. 40 m. Durch die unterschiedliche Fängigkeit der im Satz verwendeten Netze mit verschiedenen Maschenweiten fand eine selektive Auswahl wie bei Verwendung einheitlicher Maschenweiten nicht bzw. nicht in dem Ausmaß statt.

Tab. 3: Anzahl und Maschenweite der bei der Entnahme der Stichproben verwendeten Netze.

MW [mm]	n
35	1
37	1
40	12
44	3
48	2
	19

Genauere Beschreibung des Netzmaterials siehe Kap. E V, 5, S. 60.

Belegmaterial der Coregonen befindet sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates in München unter der Katalognummer SMM 24 738.

III. Fischereibiologische Arbeiten

Bei mehrjährigen Untersuchungen der Parasitenlast von Renken oberbayerischer Seen hat Reichenbach-Klinke (1969, 1971) gezeigt, daß Fleischqualität und Fleischansatz vom Befall durch die Bandwurmgattungen *Triaenophorus* und *Proteocephalus* in larvalem und adultem Zustand abhängig sein können. Im Rahmen seiner Untersuchungen wurden vielerorts starke Zunahmen dieser Cestoden beobachtet. Vom Ammersee und Chiemsee ist darüberhinaus Massenbefall der Renken durch den Kiemenkrebs *Ergasilus sieboldii* bekannt. Über die Parasitierung der Coregonenpopulation des Starnberger Sees liegen keine Untersuchungen vor. Die Renken wurden deshalb auf Befall mit *Triaenophorus crassus, Proteocephalus longicollis* und *Ergasilus sieboldii* überprüft. Die Arbeiten fanden im Zeitraum von März bis September 1971 statt und wurden im Zoologisch-Parasitologischen Institut der Universität München durchgeführt.*)

Außerdem wurde der allgemeine Gesundheitszustand überprüft. Jeder Fisch wurde äußerlich auf Mißbildungen hin gemustert. Nach Öffnung der Leibeshöhle wurde das Geschlecht festgestellt und auf die Ausbildung der inneren Organe geachtet. Bei einigen Exemplaren war die Geschlechtsbestimmung der schwach ausgebildeten Gonaden schwierig und mußte unter dem Binokular erfolgen. Die Ermittlung des Geschlechts war dann zwar möglich, die Ausbildung der Gonaden bis zur Reife erschien jedoch fraglich. Bei solchen Fischen ist in den Tabellen im Anhang unter der Rubrik ‚Gonaden' ein Minuszeichen eingetragen.

Der Eidurchmesser wurde mit einer geeichten Stahlblechschablone bestimmt, die Bohrungen im Abstand von $^1/_{10}$ mm aufwies. Der Durchmesser wurde erstmals eine Stunde nach der Befruchtung festgestellt. Die Messungen wurden in regelmäßigen zeitlichen Abständen fortgeführt. Coregonenei sind selten vollkommen rund, meist dagegen ovid. Meßfehler werden naturgemäß durch größere Serien ausgeschlossen. So wurden von der Altersklasse I+ und II+ jeweils 100 Eier gemessen und das arithmetische Mittel gebildet.

Eine Stunde nach der Befruchtung wurde das Eigewicht festgestellt. Hierbei wurde eine Sauterwaage vom Typ 404 (Genauigkeit ± 0,0001 g) verwendet. Es wurden 10 mal 10 Eier gewogen.

Von der Einlieferung des Laichs in die Brutanstalt an wurde die Wassertemperatur während der Erbrütungsdauer morgendlich an einem Thermometer mit $^1/_{10}$°-Einteilung abgelesen.

IV. Auswertung der Fänge

Zur Ermittlung des Renkenwachstums in Abhängigkeit von der derzeit durchgeführten Fischerei mit Stellnetzen der Maschenweiten 40 und 42 mm wurden neben der Gesamtlänge (Lt) folgende Untersuchungen durchgeführt:

*) Mein herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. H. Reichenbach-Klinke.

Tab. 4: Witterungsdaten während der Untersuchungszeit unter besonderer Berücksichtigung von Lufttemperatur, Niederschlag und Wind.

Monat	Station	Lufttemperatur [°C]			Niederschlag		Windverhältnisse		allgemeine Beurteilung durch das Wetteramt
		mittlere Monatstemperatur	langjähriger Mittelwert (1931—1960)	Abweichung vom Normalen	Niederschlagshöhe [mm] = 1/m²	% des Mittels (1931—1960)	Tage mit Windstärke 6—12	Tage des Monats mit lebhaften Winden > 3 Windstärken nach Beaufort	
1970 Oktober	Ammerland 630 NN	8,1	8,0	+0,1	81	114	7	1., 2., 3., 4., 5., 7., 10., 11., 15., 16., 19., 20., 21., 22., 23., 24., 25., 28., 29., 30., 31.,	normale Temperaturverhältnisse sehr niederschlagsreich
November	Ammerland	5,3	3,2	+2,1	62	119	8	1., 2., 3., 4., 5., 6., 7., 9., 10., 11., 12., 14., 15., 16., 18., 22.,	zu warm reichlich Niederschläge
Dezember	Ammerland	—2,0	—1,3	—0,7	32	62	1	1., 2., 3., 11., 13., 28., 30.,	zu kalt zu geringe Niederschläge
1971 Januar	Bad Tölz 654 NN	—2,3	—2,4	+0,1	11	10	6	22., 24., 26., 28., 30.	etwas zu kalt außerordentlich niederschlagsarm
Februar	Bad Tölz	—1,2	—1,1	—0,1	101	110	2	1., 3., 12., 15., 16., 18., 21., 22., 23., 25., 26., 28.,	normale Temperaturverhältnisse Niederschlag unter Durchschnitt
März	Bad Tölz	—0,8	3,0	—3,8	78	91	3	6., 8., 10., 11., 15., 16., 17., 20., 21., 22., 23., 25., 26., 28., 29., 30.,	zu kalt niederschlagsarm
April	Attenkam 665 NN	8,9	7,2	+1,7	49	77	2	1., 5., 6., 7., 8., 11., 16., 17., 20., 23., 24., 25., 27., 28., 30.,	überdurchschnittlich warm vielerorts zu trocken
Mai	Attenkam	12,7	11,6	+1,1	122	103		1., 3., 7., 10., 11., 17., 18., 20., 21., 25., 27.,	zu warm, Niederschläge teils über, teils unter Normalwert

Juni	Attenkam	12,9	15,0	—2,1	186	126		2., 7., 9., 12., 13., 14., 15., 16., 17., 18., 19., 21., 22., 26., 28.,	zu kalt, Niederschläge meistenorts über Durchschnitt
Juli	Attenkam	17,5	16,8	+0,7	63	42		2., 6., 7., 15., 16., 20., 27., 28.,	zu warm — zu trocken
August	Attenkam	17,4	16,4	+1,0	138	113	7	4., 6., 7., 12., 13., 14., 17., 18., 19., 21., 25., 27., 28., 30., 31.,	zu warm Niederschläge über Durchschnitt
September	Attenkam	11,3	13,4	—2,1	107	73	2	2., 6., 7., 8., 11., 15., 16., 21., 27., 29.,	zu kühl — meistens zu trocken
Oktober	Attenkam	8,5	8,0	+0,5	18	25		1., 4., 5., 6., 7., 13., 16., 18., 20., 21., 22., 25., 27., 28.,	Temperatur normal viel zu trocken
November	Attenkam	2,4	3,2	—0,8	62	103	3	6., 8., 10., 16., 17., 18., 20., 21., 22., 23.,	etwas zu kalt, Niederschläge meistens über Durchschnitt
Dezember	Attenkam	1,6	—0,7	+2,3	24	46	2	8., 9., 10., 11., 12., 20., 21., 22., 23., 29., 31.,	zu warm größtenteils viel zu trocken
1972									
Januar	Attenkam	—2,1	—2,2	—0,1	15	14		11., 12., 13., 15., 16., 17., 23., 25., 27., 28., 29., 31.,	etwas zu warm durchweg viel zu trocken
Februar	Attenkam	2,2	—1,1	+3,3	13	23	5	2., 3., 11., 12., 14., 17., 19., 20., 23.,	zu warm — viel zu trocken
März	Attenkam	5,5	2,9	+2,5	26	30	5	5., 11., 12., 13., 15., 17., 18., 23., 24., 26., 27., 28., 29., 30., 31.,	zu warm viel zu trocken
April	Attenkam	6,2	7,2	—1,0	122	191	3	1., 2., 3., 5., 6., 7., 8., 11., 14., 16., 20., 22., 23., 25., 27., 28., 29.,	etwas zu kalt reichliche Niederschläge

1. Altersbestimmung
   Hierzu wurde eine Schuppenprobe stets an der gleichen Stelle zwischen Bauch- und Afterflosse entnommen (Einsele 1943). Die Altersbestimmung erfolgte durch Auszählung der Zuwachszonen auf der Schuppe (vgl. Schleich 1966, 25 ff.). Die Arbeiten wurden mit einem Binokularmikroskop der Firma Leitz/Wetzlar bei 16facher Vergrößerung durchgeführt.
2. Der Körperumfang
   Der Umfang wurde unmittelbar vor der Rückenflosse mit einem schmalen Bandmaß gemessen.
3. Das Gewicht
   Die Fische wurden mit und ohne Leibeshöhlenorgane einschließlich Nieren gewogen. Eine Waage mit Grammeinteilung lieferte hinreichend genaue Werte.
4. Der Korpulenzfaktor
   Der Korpulenzfaktor wurde nach der Larsen'schen Formel
   $K = \frac{G_v \cdot 100}{Lt^3}$ bestimmt.
5. Die Maschenweiten der verwendeten Stellnetze wurden mit dem von Florin (1957) entwickelten Gerät der Fa. Keller in Rorschach/Schweiz nach der bei Nümann (1957) angegebenen Methode gemessen.

E. Ergebnisse

I. Witterungsverhältnisse während der Untersuchungszeit

Die Ergebnisse der Wasseruntersuchungen müssen im Zusammenhang mit den vorherrschenden Witterungsverhältnissen gesehen werden. Den monatlich erscheinenden Mitteilungen des Wetteramtes München wurden deshalb Angaben über Lufttemperatur, Niederschlag und Windverhältnisse entnommen.

Da die unmittelbar am Ostufer des Sees gelegene Wetterstation Ammerland im Dezember 1970 geschlossen wurde und erst im April 1971 an ihrer Stelle die Station Attenkam (ca. 2 km östlich der Seeufergemeinde Ambach) ihre Arbeit aufnahm, wurden für die Monate Januar, Februar, März 1971 Werte der nahegelegenen Station Bad Tölz übernommen. Bei den Windverhältnissen handelt es sich um zusammengefaßte Beobachtungen innerhalb des südbayerischen Raumes.

Zusammenfassende Beurteilung der Großwetterlagen durch das Wetteramt München:

1. Das Kalenderjahr 1970 war insgesamt etwas zu kühl, auch zu wenig sonnig und niederschlagsreicher als normal.
2. 1971 war es bei fast normaler Mitteltemperatur insgesamt sonniger und merklich trockener als normal.

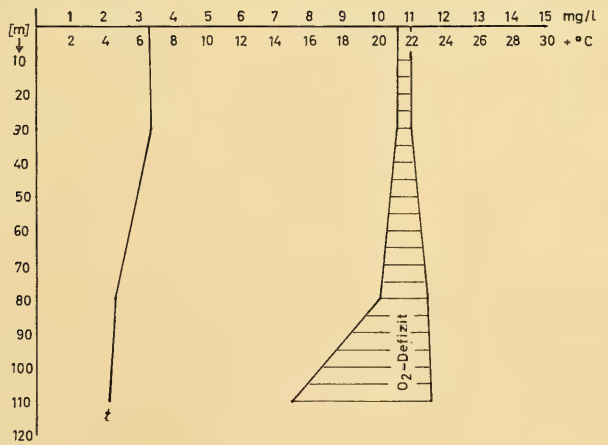
II. Tiefenprofile

Im weiteren Verlauf werden die zu verschiedenen Terminen gewonnenen Ergebnisse der Wasseruntersuchungen mitgeteilt, wobei jeweils eine tabellarische Übersicht der graphischen Darstellung vorangestellt ist. Durch Angabe der Wassertiefen, denen die Proben entstammten, wird der Aufbau des Tiefenprofils deutlich. Weiterhin sind Temperaturverhältnisse, vorgefundene Sauerstoffwerte und die dazugehörenden Sättigungswerte enthalten. In der graphischen Darstellung ist Sauerstoff-Übersättigung durch Senkrecht-Schraffierung, Sauerstoff-Defizit durch Waagrecht-Schraffierung dargestellt. In der Tabelle sind darüberhinaus die Werte für Ortho- und Gesamt-Phosphat angegeben. Für Ortho-Phosphat war manchmal ein Nachweis wegen zu geringer Konzentration nicht möglich (nn), zuweilen waren auch nur Spuren (Sp) festzustellen.

In den Bemerkungen zu den Tiefenprofilen finden im wesentlichen die Witterungsverhältnisse während der Untersuchungszeit Berücksichtigung.

Abb. 2: 1. Tiefenprofil vom 4. Dezember 1970

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	6,6	10,6	11,0	96	0,04	0,04
30	6,7	10,6	11,0	96	0,03	0,04
80	4,6	10,1	11,5	88	0,04	0,05
110	4,3	7,5	11,6	65	0,12	0,18



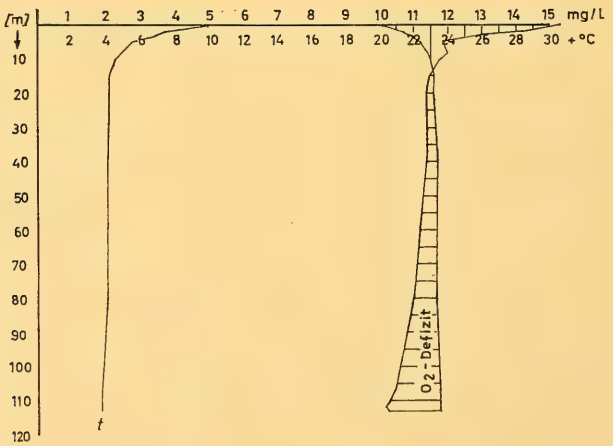
Sauerstoff: Der erste Termin für eine Sauerstoffminimumbestimmung war zu spät angesetzt. Aus der Temperaturmessung in 110 m Tiefe (4,3° C) kann geschlossen werden, daß sauerstoffreiches Wasser höherer Schichten in diese Tiefe vorgedrungen ist. Das hat zur Erhöhung der Temperatur um 0,1 bis 0,2° C geführt und das Sauerstoffdefizit des Tiefenwassers verringert. Der Grund hierfür ist die Wetterlage mit ihren für die Wasserumwälzung günstigen Windverhältnissen.

Windverhältnisse vom 1. 10. bis 4. 12. 1970: 40 Tage ≧ 3, 15 Tage ≧ 6.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,04 bis 0,12 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,04 bis 0,18 mg/l. Durch die fortgeschrittene Wasserzirkulation hat sich ein Ausgleich der Phosphatkonzentration vollzogen. Nur die tiefste Probe bringt einen leichten Anstieg der Werte.

Abb. 3: Tiefenprofil vom 21. April 1971

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	10,0	15,3	10,1	142	0,04	0,10
2	7,5	14,2	10,7	133	0,04	0,31
3	6,9	13,0	10,9	119		
5	5,6	11,9	11,2	106		
8	5,0	12,0	11,4	105		
10	4,6	11,8	11,5	102	0,20	0,36
15	4,2	11,5	11,6	99	0,09	0,17
20	4,2	11,4	11,6	98		
40	4,1	11,4	11,7	98		
60	4,1	11,2	11,7	96		
80	4,1	11,0	11,7	91		
107	3,8	10,5	11,8	89	0,10	0,61
111	3,8	10,3	11,8	87	0,07	0,18
112	3,8	10,2	11,8	87	0,12	0,37
113	3,8	10,3	11,8	87	0,20	0,43



Sauerstoff: Die Temperaturskala zeigt die Ausbildung einer ersten nahe der Oberfläche gelegenen Sprungschicht. Bleibt ein plötzlicher Wettersturz aus, beginnt sich der Wasserkörper zu schichten. Die Zirkulationsperiode ist damit abgeschlossen. Eine Verbesserung der Sauerstoff-Tiefenwerte ist nicht mehr zu erwarten.

Die Sauerstoffwerte der ersten 20 m zeigen assimilationsbedingten Sauerstoff-Überschuß. Mit zunehmender Wassertiefe fallen die Werte langsam

ab. An der tiefsten Stelle sind 10,3 mg O_2/l bzw. 87 % der Sättigung vorhanden.

Obwohl in der Zeit von Dezember bis April günstige Windverhältnisse vorherrschten, war der Zirkulationsvorgang nicht ausreichend, um 100%ige Sättigung zu bewirken. Der See beginnt die Sommerstagnation mit einem 13%igen Defizit.

Windverhältnisse vom 4.12. 1970 bis 21.4.1971: 61 Tage $\geqq$ 3, 15 Tage $\geqq$ 6.

Auch der Zustand der Homothermie hielt lange genug an. Dies geht aus Temperaturmessungen in der Brutanstalt der Fischereigenossenschaft Würmsee in Tutzing hervor. In der Zeit vom 21. 12. 1970 bis 19. 3. 1971 wurde 2,0° C nicht unter- und 4,5° C nicht überschritten. Die Möglichkeit der frühzeitigen Beendigung der Zirkulation durch Wasserschichtung bestand damit nicht.

Daß der See vollständig umgewälzt hat, geht aus der Temperatur des Tiefenwassers hervor. 3,8° C ab 107 m Tiefe deuten darauf hin, daß die Abkühlung des Tiefenwassers, die durch Vermischung mit Oberflächenwasser (ca. 2,0° C) erfolgt, entweder von der noch in den Winter hinein dauernden Herbstzirkulation herrührt oder während der Frühjahrszirkulation erfolgt ist.

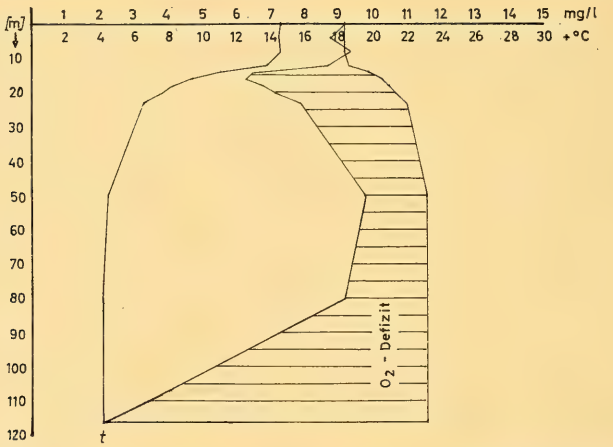
Die relativ ungünstigen Werte können somit nicht auf meromiktische*) Schichtungsverhältnisse zurückgeführt werden.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,04 bis 0,20 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,10 bis 0,61 mg/l. In allen Wasserschichten sind die Phosphatgehalte jetzt höher als im Dezember. Durch die Vollzirkulation ist das gelöste Phosphat ($o\text{-}PO_4$) recht gleichmäßig verteilt. Nur in den obersten Schichten hat das beginnende Algenwachstum zur Verknappung geführt. Die Konzentrationsschwankungen des Gesamtphosphats sind vermutlich durch unterschiedliche Vertikalverteilungen des Planktons bedingt.

*) Meromiktische Seen werden bei winterlicher Abkühlung nur teilweise bis zu einer durch die Dichteschichtung bestimmten Tiefe durchmischt (Ruttner 1962).

Abb. 4: Tiefenprofil vom 7. Oktober 1971

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	14,6	9,2	9,2	100	nn	0,19
4	14,5	8,8	9,2	100		
8	14,6	9,4	9,2	101	nn	0,27
12	13,8	8,7	9,3	94		
14	11,1	6,5	9,9	66	Sp.	0,36
16	9,4	6,3	10,3	61	nn	0,11
18	8,3	6,8	10,5	65	nn	1,08
20	7,7	7,2	10,7	67	nn	0,29
23	6,6	7,9	11,0	72	nn	0,85
50	4,5	9,8	11,6	86	nn	0,60
80	4,2	9,2	11,6	79		
116	4,2	2,1	11,6	18	0,11	0,42



Sauerstoff: Die Temperaturkurve zeigt die Ausbildung einer Sprungschicht zwischen 12 und 20 m. Diese sperrt vorläufig das Hypolimnion gegen eine Zirkulation von oben ab. Wegen der ruhigen Wetterlage sinkt die Sprungschicht nur langsam ab.

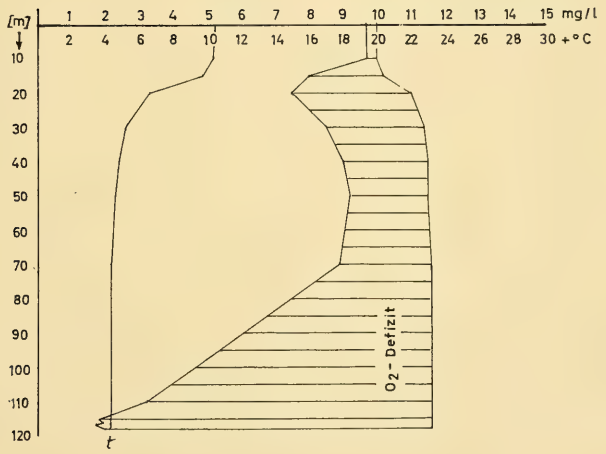
Windverhältnisse vom 1. 9. bis 7. 10. 1971; 15 Tage ≧ 3, 2 Tage ≧6.

Das Epilimnion ist sauerstoffgesättigt. Deutlich erkennbar ist das metalimnische Sauerstoffminimum zwischen 14 und 23 m. Es entsteht, weil die höhere Temperatur dieser Schichten, der RGT-Regel gemäß, schneller verlaufende Sauerstoff zehrende Abbauprozesse bewirkt (Grimm 1955). Im mittleren Hypolimnion (50—80 m) — dem Sauerstoffspeicher eines tiefen Sees — werden die Sättigungswerte mit 85 % bzw. 79 % schon deutlich unterschritten. Bei 116 m Tiefe sind in Bodennähe 2,1 O_2/l bzw. 18 % der Sättigung vorhanden.

Phosphat: 1. Orthophosphat nn bis 0,11 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,11 bis 1,08 mg/l. Bis 50 m ist fast kein freiverfügbares Phosphat vorhanden (Nachweisgrenze ca. 0,01 mg/l). Der Grund hierfür ist wahrscheinlich die Inkorporation des Orthophosphats im pflanzlichen Plankton. Das absinkende Phytoplankton verursacht in allen Wasserschichten höhere Gesamtphosphatkonzentrationen.

Abb. 5: Tiefenprofil vom 5. November 1971

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	10,5	9,7	10,0	97	0,02	0,24
5	10,5	9,7	10,0	97	Sp.	0,18
10	10,4	9,7	10,0	97	Sp.	0,19
15	9,7	8,0	10,2	78	Sp.	0,18
20	6,6	7,5	11,0	68	Sp.	0,27
30	5,2	8,5	11,4	75	nn	0,46
40	4,8	9,0	11,5	78	0,02	0,16
50	4,6	9,2	11,5	80	0,03	0,16
70	4,3	8,9	11,6	77	0,03	0,41
110	4,3	3,2	11,6	28	0,15	0,72
115	4,25	1,8	11,6	15	0,20	0,56
116	4,25	1,9	11,6	16	0,18	0,87
117	4,25	1,7	11,6	15	0,19	0,50
118	4,2	2,0	11,6	17	0,18	0,44



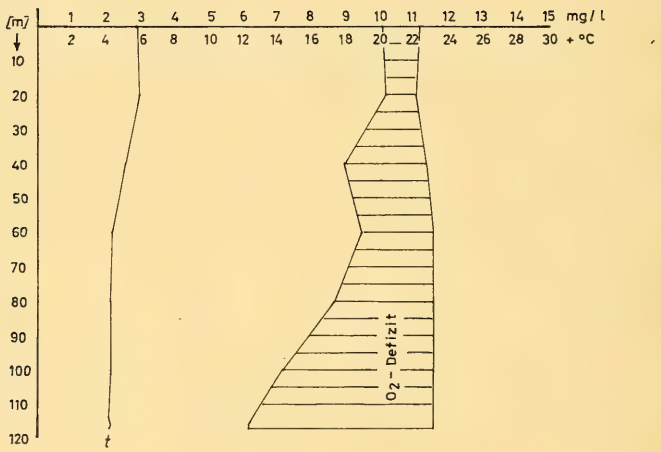
Sauerstoff: Zwischen 15 und 20 m Tiefe ist noch ein unbedeutender Temperaturabfall erkennbar. In diesem „zerfallenden" Metalimnion ist das Sauerstoff-Minimum deutlich ausgeprägt. Die Zehrungswerte des mittleren Hypolimnions haben sich erhöht. Die ruhige Wetterlage hat die Vergrößerung des Sauerstoffdefizits bewirkt. Mit 15 % der Sättigung wurde der niedrigste Sauerstoffwert für 1971 und der niedrigste Wert bisher überhaupt im Starnberger See bestimmt.

Windverhältnisse vom 8. 10. bis 5. 11. 1971: 9 Tage ≧ 3.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,02 bis 0,20 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,16 bis 0,87 mg/l. Die durchwegs sehr viel höheren Werte der untersten 10 m lassen vermuten, daß am Sediment Phosphor in Freiheit gesetzt wird. Planktonorganismen sorgen durch das in ihnen gespeicherte Phosphat für einen hohen Anteil im Gesamtphosphat.

Abb. 6: Tiefenprofil vom 3. Dezember 1971

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	5,9	10,1	11,2	90	0,09	0,48
20	6,0	10,2	11,1	91		
40	5,2	9,0	11,4	79	0,11	0,24
60	4,4	9,5	11,6	82		
80	4,3	8,7	11,6	75	0,10	0,20
100	4,3	7,2	11,6	62	0,11	0,20
114	4,2	6,3	11,6	54	0,24	0,44
116	4,3	6,2	11,6	53	0,16	0,31
117	4,2	6,2	11,6	53	0,13	[1,86]



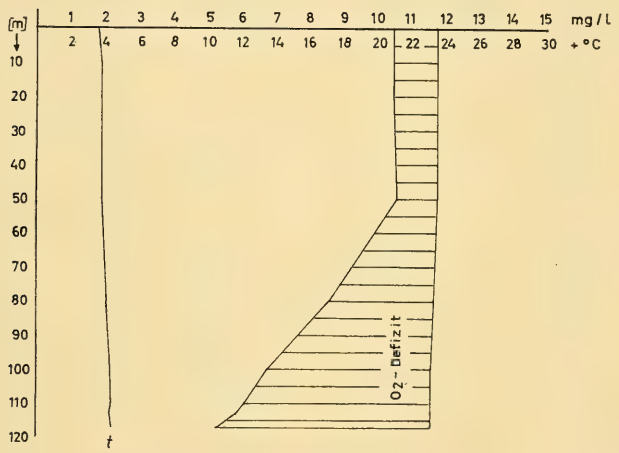
Sauerstoff: Die gesamte Wassermasse ist annähernd homotherm geschichtet. Die Windverhältnisse haben bewirkt, daß sich der Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers von 1,7 mg O_2/l auf 6,2 O_2/l verbessert hat.

Windverhältnisse vom 6. 11. bis 3. 12. 1971: 11 Tage ≧ 3, 3 Tage ≧ 6.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,09 bis 0,24 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,20 bis 0,48 mg/l. Die schon fortgeschrittene Herbstzirkulation hat für eine Verteilung des Phosphats gesorgt. Bei dem in Klammern gesetzten hohen Gesamtphosphatwert handelt es sich um die Bestimmung einer Probe aus der Schlamm-Wasser-Kontaktschicht. Im Schöpfer war Bodensatz mit heraufgekommen. Nach dem Sedimentieren wurde — soweit möglich — Wasser entnommen, das frei von Bodensatz war.

Abb. 7: Tiefenprofil vom 3. März 1972

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	3,6	10,5	11,8	89	0,11	0,15
5	3,7	10,5	11,8	89	0,08	0,25
10	3,8	10,5	11,8	89	0,19	0,70
15	3,8	10,5	11,8	89	0,08	0,08
20	3,8	10,5	11,8	89	0,07	0,10
50	3,8	10,6	11,8	90	0,15	0,15
80	4,1	8,6	11,7	74	0,46	2,60
100	4,3	6,8	11,6	59	0,19	0,19
110	4,4	6,1	11,6	53	0,15	0,22
113	4,3	5,9	11,6	51	0,19	0,19
117	4,4	5,3	11,6	46	0,20	0,23



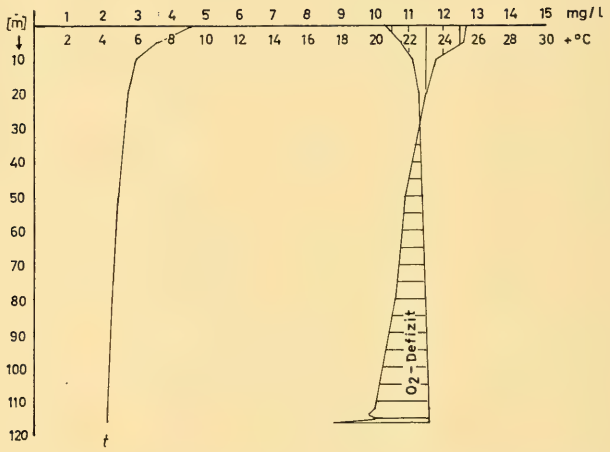
Sauerstoff: Die Temperaturskala zeigt annähernd gleiche Temperaturen für alle Wassertiefen (Homothermie). Dennoch erkennt man zwei Bereiche unterschiedlicher Temperatur. Zwischen 50 und 80 m liegt die Grenze, bis zu der kaltes Oberflächenwasser vorgedrungen ist (3,8° C). Darunter erfolgt ein Anstieg der Temperatur auf 4,4° C. Bedingt durch die relativ ruhige Wetterlage während der Monate Dezember, Januar und Februar konnte Oberflächenwasser nur bis etwa 80 m Tiefe vordringen und in diesem Bereich 90%ige Sättigung herbeiführen. Unterhalb 80 m fällt der Sauerstoffgehalt von 8,6 auf 5,2 mg O_2/l ab.

Windverhältnisse vom 4. 12. 1971 bis 3. 3. 1972: 32 Tage ≧ 3, 12 Tage ≧ 6.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,08 bis 0,46 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,08 bis 2,60 mg/l. Mit diesen Werten liegen die höchsten Konzentrationen während der Untersuchungszeit vor.

Abb. 8: Tiefenprofil vom 3. Mai 1972

Tiefe m	t °C	O_2 mg/l	Sättig. mg/l	Sättig. %	o-PO_4 mg/l	G-PO_4 mg/l
0	9,2	12,7	10,3	122	0,02	0,80
5	7,2	12,6	10,8	117		
10	6,0	11,8	11,1	105	0,03	0,41
20	5,5	11,5	11,3	102	0,06	0,36
50	5,0	10,9	11,4	95		
80	4,6	10,6	11,5	91	0,05	0,55
112	4,3	10,0	11,6	85	0,06	0,26
114	4,3	9,8	11,6	84	0,06	0,21
115	4,3	10,0	11,6	85	0,04	0,40
116	4,3	8,8	11,6	75	0,11	0,40



Sauerstoff: Die Temperaturskala zeigt die Ausbildung eines schwach ausgeprägten Epilimnions. In den ersten 10 m herrscht assimilationsbedingter Sauerstoffüberschuß. Mit zunehmender Wassertiefe nimmt der Sauerstoffgehalt langsam ab. An der tiefsten Stelle sind im bodennahen Bereich nur 8,8 mg O_2/l vorhanden. Der See tritt hier mit einem 25%igen Sauerstoffdefizit in die Sommerstagnation ein.

Windverhältnisse vom 4. 3. bis 3. 5. 1972: 31 Tage ≧ 3, 8 Tage ≧ 6. Die seit der Märzuntersuchung etwas günstigeren Windverhältnisse haben eine Verbesserung der Sauerstofftiefenwerte herbeigeführt. Innerhalb von 61 Tagen stieg der Sauerstoffgehalt in etwa 117 m Tiefe von 5,3 auf 8,8 mg O_2/l. Wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit ist eine umfangreiche Verbesserung der Sauerstofftiefenwerte nicht mehr zu erwarten.

Phosphat: 1. Orthophosphat 0,02 bis 0,11 mg/l; 2. Gesamtphosphat 0,21 bis 0,80 mg/l.

III. Coregonen-Biometrie

Die Ergebnisse der für die Artendifferenzierung innerhalb der Coregonenpopulation des Starnberger Sees wichtigen biometrischen Größen werden auf den folgenden Seiten mitgeteilt. Den Tabellen sind die Werte der monatlichen Untersuchungen taxionomisch wichtiger Körpermerkmale zu entnehmen. Die graphische Darstellung der Verteilung der Werte für die Körpermerkmale der Gesamt-Stichprobe erfolgt anhand von Häufigkeitspolygonen. Weiterhin sind den Übersichten die Mittelwerte ($\bar{x}$) und die Variationsbreiten (Vb) zu entnehmen.

Abb. 9: Anzahl der Kiemenreusendornen auf dem ersten linken Kiemenbogen (a)

a	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
30	1								1
31	2		2						4
32	3		3		4	1	2	1	14
33	4	5	4	1	3	2	3		22
34	4	6	8	2	8	5	6	7	46
35	9	10	7	5	9	8	7	4	59
36	9	6	10	9	6	8	8	5	61
37	4	12	9	11	8	8	6	3	61
38	10	8	8	8	10	10	8	7	69
39	9	7	5	9	13	7	8	4	62
40	1	5	5	6	3	8	6	5	39
41	1	4	2	5	4	4	4	4	28
42	2		1	1	2	2	2	3	13
43						1	3		4
44	1		2						3
45							1		1
	60	63	66	57	70	64	64	43	487

n = 487 $\bar{x}$ = 37,07 Vb*): 30—45
*) Vb = Variationsbreite

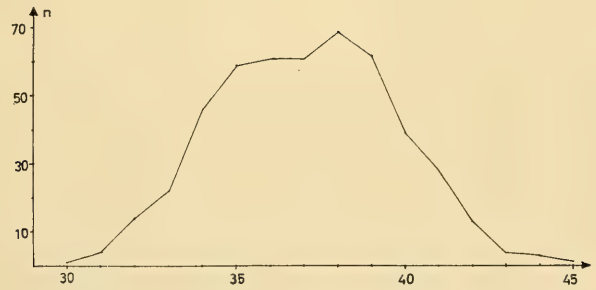


Abb. 10: Schuppen der Seitenlinie

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
72								1	1
73									
74								1	1
75	1		1	1	3	3	1		10
76			2			2			4
77	1		2	2	1	3	1		10
78	2				2		1	2	7
79	3	1	1	4		4	4	4	21
80		3	8	4	4	4	1	2	26
81	4	4	3	2	6	7	1	2	29
82	4	7	6	10	7	6	3	5	48
83	5	4	4	3	12	5	6	6	45
84	3	6	5	1	7	5	4	2	33
85	8	4	5	8	4	3	7	4	43
86	5	3	7	2	4	2	4	4	31
87	4	8	3	2	7	5	4	1	34
88	2	6	6	4	5	2	5	3	33
89	2	5	6	1	4	3	4	1	26
90	5	4	4	5	2	2	6	2	30
91	2	1		3	2	2	3	2	15
92	2	1	2	3		1	6		15
93	1	2				1			4
94	3	3				1	1	1	9
95	3	1	1	1		1	1		8
96									
97				1					1
98							1		1
	60	63	66	57	70	62	64	43	485

n = 485 $\bar{x}$ = 84,9 Vb: 72—98

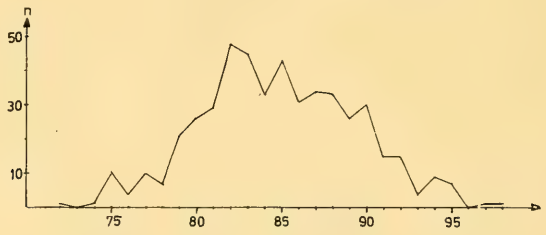


Abb. 11: Körperlänge (Lc) : Gesamtlänge (Lt) in %

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
73,2—78,5				2				1	3
79,0—79,4	1		1	2			1	1	6
79,5—79,9	1	1	2	1	1	1	2	3	12
80,0—80,4	4	1	6			2	3	8	24
80,5—80,9	4	4	7	8	8	7	3	7	48
81,0—81,4	9	4	20	8	8	9	11	5	74
81,5—81,9	13	15	11	13	15	14	9	11	101
82,0—82,4	10	8	10	11	14	11	16	1	81
82,5—82,9	8	18	6	7	9	12	5	5	70
83,0—83,4	1	7	2		12	8	7		37
83,5—83,9	4	2		2	2		5	1	16
84,0—84,4	2	2		1	1				6
84,5—84,9							1		1
85,0—85,4	2			2					4
85,5—86,2	1	1	1						3
	60	63	66	57	70	64	63	43	486

n = 486 $\bar{x}$ = 81,25 Vb: 73,2—86,2

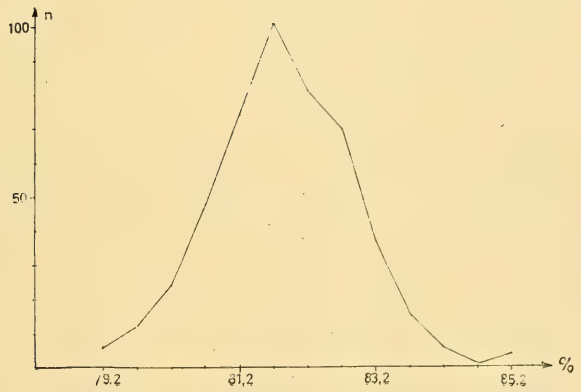


Abb. 12: Höhe des Schwanzstiels : Lt (%)

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
5,2						1		1	2
5,3						1	1		2
5,4	1	1	1	1			2	5	11
5,5		1	1			2	1	1	6
5,6	1	6				5	10	3	25
5,7		3			1	3	2	4	13
5,8	2	10	1	1	4	3	6	3	38
5,9	4	4	5	2		9	7	6	37
6,0	3	5	4	3	4	6	7	7	39
6,1	4	5	3	6	7	7	4	4	40
6,2	2	6	8	3	8	5	6		38
6,3	2	7	4	6	6	6	8	4	43
6,4	5	4	6	7	15	8		2	47
6,5	8	1	6	7	5	2	3	1	33
6,6	8	2	6	5	3	3	3	1	31
6,7	2	1	10	5	8	3	1	1	31
6,8	2	5	5	3	3				18
6,9	6	2	2	5	4		3		22
7,0	4		2		1				7
7,1			1	1	1				3
7,2	1		1						2
7,3	1			2					3
7,4	1								1
7,5	1								1
7,6	1								1
7,7	1								1
	60	63	66	57	70	64	64	43	487

n = 487 $\overline{x}$ = 6,24 Vb: 5,2—7,7

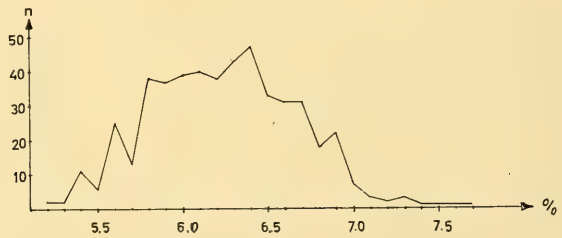


Abb. 13: Kopflänge : Lt (%)

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
13,6—14,3									7
14,4	2					1		2	5
14,5			1	2		1			4
14,6			2				1		3
14,7	1	1	1		2				5
14,8					1	3	1	1	6
14,9			2		3				5
15,0		2		1	1	5	1		10
15,1	1	1	2	1	3	2			10
15,2	2		3	2	3	5	3	2	20
15,3	3	1	3	2		2	3	5	19
15,4	5	3	4	2	5	4	3	1	27
15,5	4	2	2	2	5	3	3	1	22
15,6	5	1	4	4	1	1	3		19
15,7	4	8	7	1	2	4	4	5	35
15,8	3	2	4	1	4	2	6	2	24
15,9	4	2	3	5	4	4	4	2	28
16,0	3	3	2	5	6	3	4	1	27
16,1	3	5	1	3	5	2	1	4	24
16,2	3	3	1	2	3	3	3	2	20
16,3	4	4	2	3	2	1	2	2	20
16,4	2	4	3	1	3	3	4	1	21
16,5	4	7	5	2	2	5	4		29
16,6		1	3	2	1	4		1	12
16,7		5	1	2	2	3	2	3	18
16,8		1	2	4	3	1	1		12
16,9		3	2	3		1	2	1	12
17,0			1				1	1	3
17,1	1		1	3	2		3	1	11
17,2	1			1	3		1		6
17,3	1		1		1		1		4
17,4			1						1
17,5	1				1	1		3	6
17,6			1				1	1	3
17,7—18,4									8
	60	63	66	57	70	64	64	43	487

n = 487 $\bar{x}$ = 15,9 Vb: 13,6—18,4

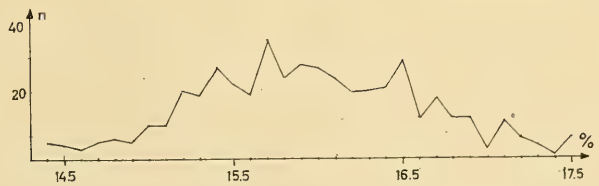


Abb. 14: Augendurchmesser : Lt (%)

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
2,6								1	1
2,7						1			1
2,8							3	1	4
2,9	1			2	2		8	5	18
3,0	1	1		3	3	7	10	5	30
3,1	2	2	1	3	5	7	9	7	36
3,2	8	1	6	6	8	10	9	3	51
3,3	5	3	3	9	11	14	11	7	63
3,4	10	12	8	6	9	11	8	4	68
3,5	5	15	8	10	14	9	2	7	70
3,6	6	12	9	7	10	5	1	1	51
3,7	8	7	14	2	6		1	2	40
3,8	3	3	11	6	2		1		26
3,9	2	3	3	3					11
4,0	4	2	3				1		10
4,1	3	1							4
4,2	1	1							2
4,3									
4,4									
4,5	1								1
	60	63	66	57	70	64	64	43	487

n = 487 $\bar{x}$ = 3,4 Vb: 2,6—4,5

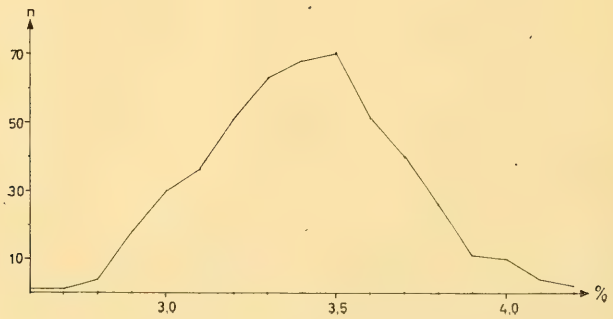
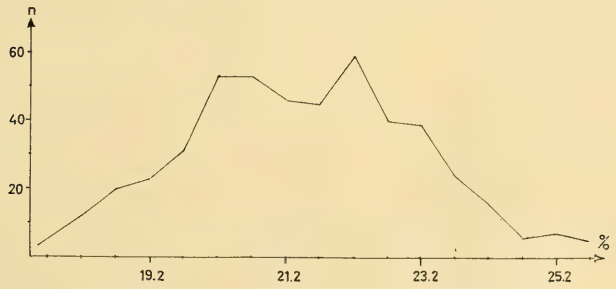


Abb. 15: Augendurchmesser : Kopflänge (%)

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
17,2—17,9	1	2							3
18,0—18,4	1	1				1	5	4	12
18,5—18,9	1			1	3	2	8	5	20
19,0—19,4	3	1	1	1		4	11	2	23
19,5—19,9	2		3	7	3	6	7	3	31
20,0—20,4	4	4		4	5	11	14	11	53
20,5—20,9	7	3	6	8	12	11	4	2	53
21,0—21,4	6	3	5	8	7	5	6	6	46
21,5—21,9	3	10	4	4	10	7	2	5	45
22,0—22,4	6	16	8	6	13	5	2	3	59
22,5—22,9	3	7	4	11	6	6	2	1	40
23,0—23,4	7	4	14	2	6	5	1		39
23,5—23,9	6	5	6	4	1	1	1		24
24,0—24,4	4	2	5		3		1	1	16
24,5—24,9		1	5						6
25,0—25,4	1	3	1	1	1				7
25,5—26,0	2		3						5
26,1—27,3	3	1	1						5
	60	63	66	57	70	64	64	43	487

n = 487 $\bar{x}$ = 21,5 Vb: 17,2—27,3



IV. Fischereibiologische Beobachtungen

Die Ergebnisse der fischereibiologischen Arbeiten, über die in der Folge berichtet wird, sollen vor allem die Kenntnisse vom Gesundheitszustand der Renken erweitern. Überdies erleichert das Wissen von Verhaltensweisen der Fische — etwa während der Laichzeit — die von der Praxis durchzuführenden Aufgaben.

Tab. 5: Zusammenfassung fischereibiologischer Beobachtungen

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
Gesamtfang	60	63	66	57	70	64	64	43	487
♂	25	40	25	27	41*	32	40	17	247*
♀	35	23	41	30	28*	32	24	26	239*
Wirbelsäulen-deformation	3	2							5
Morpholog. Unregelmäßigkeiten	3	2	2		1	3	2		13
Beschädigte Flossen				2	1		2		5
Beschädigte Kiemendeckel			2					2	4
Biß-verletzungen		1		2				1	4
erkennbare Krankheiten				1	1				2
Laich-verhaltung	2	1							3
Depotfett	2	10	18	35	61	53	54	24	263
Mageninhalt	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Besonderheiten					Zwitter*				

1. Abnormitäten, Ernährungszustand, Mageninhalt

Die Zahl der verkrüppelten Exemplare lag innerhalb der Stichproben bei 1%. Von 492 Individuen mußten 5 wegen Wirbelsäulendeformation von der morphometrischen Untersuchung ausgeschlossen werden. Morphologische Unregelmäßigkeiten bezogen sich auf die Schwanzflosse, das Maul und nicht vollständig ausgebildete Seitenlinien. Hierbei brach die Linie der vom Seitenlinienkanal durchbohrten Schuppen etwa in der Fischmitte ab. Beschädigte Flossen und Kiemendeckel waren ebenso selten wie erkennbare Veränderungen der Eingeweide beim Öffnen der Leibeshöhle. Zweimal wurden

Entzündungen der Gonaden festgestellt. Fische mit interkalarer Bauchflosse, wie sie von Wagler (1927) für den Bodensee beschrieben worden waren, fehlten ganz. Die Stichprobe enthielt ein Exemplar mit paarig angelegten Zwittergonaden.

Beim Öffnen der Leibeshöhle gaben die angelegten Fettdepots Auskunft über die ausgezeichneten Ernährungsbedingungen für die Fische im See. Die Hauptfettspeicherung erfolgte in der Leibeshöhle, wodurch die Renken zeitweilig ausgesprochen volleibig erschienen. Fett lagert sich vor allem um die Eingeweide der Leibeshöhle ab. In der Zeit von Dezember bis März waren die Fische ärmer an Depotfett.

Bei der Untersuchung der Mageninhalte fielen keine Besonderheiten auf. Es wurde vor allem darauf geachtet, ob die Angaben Waglers (1941, 419) und die Annahme Grims (1951a) über die durch möglichen Kannibalismus verursachten Ertragsschwankungen Bestätigung finden konnten. Alle Mägen waren frei von kleineren Artgenossen oder anderen Jungfischen. Der Mageninhalt entsprach den Ernährungsverhältnissen der jeweiligen Jahreszeit und dem Standort der Fische.

2. Parasitierung

Tab. 6: Parasitenbefall der Renken des Starnberger Sees.

Datum	n	*Ergasilus sieboldii*	*Triaenophorus crassus*	*Proteocephalus* Larven	*longicollis* Adulte
29. 3.	9	—	—		
5. 4.	10	vereinzelt	—	vereinzelt	—
14. 4.	6	—	—	vereinzelt bis mäßig	2
6. 5.	6	—	—	Massen (1000)	—
26. 5.	7	—	—	Massen	einzeln
6. 7.	6	—	—	—	—
13. 9.	6	—	—	Massen	—
18. 10.	6	—	—	—	—
15. 12.	5	—	—	vereinzelt	—

Ganzjähriger Massenbefall der Coregonen durch Cestoden und Ergasiliden liegt nicht vor. Lediglich während der Monate erhöhter Wassertemperatur kann starker larvaler *Proteocephalus*-Befall nachgewiesen werden. Reichenbach-Klinke (1969) und Deufel (1956) beobachteten, daß der Korpulenzfaktor Schwankungen unterworfen ist, die in Beziehung zur Parasitierung gesetzt werden können. Bei Massenbefall (20 adulte oder 200 larvale Bandwürmer und mindestens 100 Ergasiliden) erfolgt wenige Monate später ein Rückgang der Werte für den Korpulenzfaktor. Den Tabellen der Fangauswertung (S. 54) ist zu entnehmen, daß etwa 7 % aller die Stichprobe umfassender Exemplare einen Korpulenzfaktor aufweisen, der

den Durchschnittswert geringfügig unterschreitet, so daß aus dieser Sicht starke Parasitierung nicht zu erkennen ist. Für die Renken des Starnberger Sees ist das Fehlen des wirtschaftswichtigen Parasiten *Triaenophorus crassus* bemerkenswert. Im Vergleich mit den Seen des bayerischen Voralpenlandes kann nach Reichenbach-Klinke (mdl. Mitteilung vom 15. 12. 1971) nur allgemeine schwache Parasitierung der Renkenpopulation nachgewiesen werden.

3. Laichtermin, Laichplätze, Verhältnis der Geschlechter

In manchen Seen (z. B. Laacher See) läßt sich der Beginn der Coregonen-Laichzeit annähernd genau voraussagen. Am Starnberger See ist dies nicht möglich. Der Beginn der Laichzeit fällt aber im allgemeinen in die erste Dezemberhälfte. Der für Coregonen charakteristische Laichausschlag ist bei einem Großteil der Fische bereits ab Mitte November anzutreffen. Bei Versuchsfängen 1970 und 1971 konnte Laichfischerei jeweils ab 8. Dezember als lohnend angesehen werden. Innerhalb von 14 Tagen hat dann ein Großteil der Fische abgelaicht. Laichreife Exemplare werden darüberhinaus noch bis in die zweite Januarhälfte angetroffen.

Die Regelmäßigkeit, mit der in vielen Gewässern die Laichreife eintritt, hat zur Erforschung sie bedingender Umwelteinflüsse geführt. Järvi (1921) hatte erstmalig die Beobachtung mitgeteilt, daß die Kleine Maräne des Keitelsees in Finnland bei Abkühlung des Oberflächenwassers auf 7° C zu laichen beginnt. Kopfmüller und Scheffelt (1924) hatten anhand mehrjähriger Temperaturmessungen die Beobachtungen für den Blaufelchen des Bodensees bestätigen können. Da sich die Erscheinung für viele andere Seen nachweisen ließ (Wagler 1941), sah man schließlich als Voraussetzung für den Beginn des Laichgeschäfts an, daß die Temperatur des Oberflächenwassers den Schwellenwert von 7° C erreicht.

1970 wurde vor Tutzing vom 25. November an täglich die Wassertemperatur in 1 m Tiefe gemessen. Sie betrugen bis zum 3. Dezember rd. 7,0° C. Nach einem Sturm wurde am 4. Dezember 5,5° C gemessen. An diesem Tage brachte die Auswertung durchgeführter Probefänge 100%ige Unreife aller Rogner. Als am 11. Dezember die Laichfischerei begann, betrug die Temperatur 5,0° C. Ähnlich war es 1971. Bei Beginn des Laichfischfanges hatte das Seewasser eine Temperatur von 5,5° C. Aufzeichnungen der Fischereigenossenschaft zufolge wurden während des Laichfischfanges 1966 (8. bis 15. Dezember) am Ostufer Temperaturen zwischen 4,0 und 6,0° C gemessen. Am Westufer lagen Schwankungen zwischen 5,0 und 9,0° C vor. 1965 dagegen betrug die Temperatur zwischen 6. und 16. Dezember am Ostufer konstant 7,0° C und am Westufer 7,5° C. In großen Seen wechselnder Tiefe wird die kritische Temperatur an verschiedenen Stellen zu recht ungleicher Zeit erreicht. Während innerhalb der Flachwasserbezirke der Abkühlungsvorgang weit fortgeschritten ist, können über den tiefen Stellen des offenen Sees beträchtlich höhere Wärmegrade vorherrschen. Aus

den Temperaturmessungen verschiedener Jahre geht hervor, daß am Starnberger See der Beginn der Vollreife nicht unbedingt an der Temperaturschwelle 7,0° C erfolgt (vgl. Nümann 1966, 1970).

Da Laichfischfang bisher ausschließlich innerhalb der Uferregion ausgeübt worden war, wurde vermutet, daß es innerhalb des Sees von der Freiwasserzone bis zum Flachwasserbereich zu „Laichwanderungen" kommt. Um festzustellen, ob laichreife Renken auch im Pelagial anzutreffen sind, wurden während der Laichzeit 1972 vom 2. bis 16. Dezember zwei Versuchssätze mit insgesamt 9 Netzen der Maschenweite 40—49 mm im See verankert. Die Fangtiefe betrug 1—3 m.

Vor Schloß Allmannshausen über der Tiefenrinne (110 m) ca. 800 m vom Ostufer entfernt, kamen 192 Renken zum Fang. Von 94 Milchnern waren 75 reif und 19 unreif. Von 98 Rognern waren 39 reif und 59 unreif.

In der Seemitte (Wassertiefe etwa 70 m) auf der Linie Tutzing/Ammerland erbrachte die Versuchsfischerei insgesamt 119 Renken. Von 38 Milchnern waren 23 reif und 15 unreif. Von 81 Rognern waren 35 reif, 40 unreif und 6 hatten bereits abgelaicht.

Das Ergebnis zeigt, daß laichreife Fische auch in der Freiwasserzone anzutreffen sind. Die Annahme, daß sich das Laichgeschäft auch wirklich in diesem Bereich abspielt, wird dadurch gefestigt, daß sich reife Exemplare pärchenweise in geringem Abstand im Netz fingen, woraus die Bereitschaft zur Abgabe der Laichprodukte geschlossen werden kann (vgl. Wagler 1927, 204 ff.). Obwohl beim Fang von Laichfischen bestimmte Bezirke des Sees von den Fischern bevorzugt aufgesucht werden, kann daher von Laichplätzen im engeren Sinn, wie solche etwa vom Laachersee bekannt sind (Miegel 1966, 421), nicht gesprochen werden. Von Ammersee, Chiemsee, Kochelsee und Staffelsee ist bekannt, daß Coregonen während der Laichzeit das Seebecken verlassen und zur Laichabgabe in den Zuflüssen oft kilometerweit aufsteigen. Wagler (1941, 444) teilt gleiches Verhalten von Coregonen Österreichischer und Schweizer Seen mit und vermutet, daß die Wahl der Laichplätze in erster Linie durch den Sauerstoffgehalt des Wassers bestimmt wird. Am Starnberger See konnten solche Laichwanderungen nicht beobachtet werden, da durch das Fehlen eines großen Zuflusses die naturgegebene Voraussetzung nicht vorhanden ist. Beobachtungen an größeren Zuläufen (Osterseebach, Märzenbach) während der Laichzeit 1972 zeigten keinen Aufstieg von Laichfischen.

Das Verhältnis der Geschlechter kann mit der sog. Sexualziffer gekennzeichnet werden. Diese gibt die Anzahl der Milchner pro 100 Rogner an. In der Literatur häufiger angewendet findet sich aber das Verhältnis Milchner zu Rogner pro 100 Individuen oder auf den Gesamtfang bezogen. Erste Zahlen über die Geschlechterverteilung im Starnberger See hat Wagler (1941) veröffentlicht. Er fand ein Verhältnis von 48 : 52. Unter 100 untersuchten Individuen waren 48 Milchner und 52 Rogner. v. Lukowicz (1967) fand ein Verhältnis von 426 : 381. Bei den Versuchsfängen 1971 kamen 247 Milchner, 239 Rogner und 1 Zwitter zum Fang. Diesen Angaben zufolge ist innerhalb der Renkenpopulation des Starnberger Sees das Ver-

hältnis der Geschlechter zueinander annähernd 1 : 1. Es können keine Angaben gemacht werden, wann und unter welchen Voraussetzungen sich das eine oder andere Geschlecht bevorzugt fangen ließ. Die Möglichkeit während der Laichzeit eher am Boden reife Milchner fangen zu können, wurde durch die Beobachtung bestätigt, daß sich der reife Milchner am Grunde aufhielt und augenscheinlich die Vollreife des Rogners abwartete.

4. Eidurchmesser, Eigewicht, Eizahl/l

Tab. 7: Eidurchmesser von Coregoneneiern der Altersklasse I+ und II+ Mittelwerte der Messungen von jeweils 100 Eiern.

Tag der Messung	I+ [mm]	II+ [mm]
11. 12. 1970	1,95	2,20
28. 12. 1970	2,20	2,40
11. 1. 1971	2,25	2,50
28. 1. 1971	2,30	2,60
11. 2. 1971	2,30	2,60
28. 2. 1971	2,30	2,60

Die Variationsbreiten betrugen für die Eier der Altersklasse I+ ± 0,1 mm, für die Eier der Altersklasse II+ ± 0,2 mm. Von der jeweiligen Altersklasse lag bezüglich des Eidurchmessers ausgesprochen einheitliches Material vor. Die angegebenen Variationsbreiten bezogen sich innerhalb der Serien auf einige wenige Eier. Wagler (1941, 452) gibt für ungeäugte Eier im Durchschnitt 2,06 mm mit einer Variationsbreite von 1,9 bis 2,3 mm an. Aus seinen Angaben geht nicht exakt hervor, zu welchem Zeitpunkt die Eier gemessen wurden.

Mit der Vergrößerung des Eidurchmessers findet eine Volumenänderung statt, die innerhalb der Erbrütungsdauer in 3 Phasen erkennbar ist. Die auffälligste Volumenvergrößerung erfährt das Ei in den ersten 14 Tagen seiner Entwicklung. Im Verlauf des nächsten Monats findet eine weitere Zunahme des Eivolumens statt. Im letzten Teil der Eientwicklung bleibt der Eidurchmesser konstant. Besonders auffallend sind die Größenunterschiede, die sich im Vergleich der beiden Altersklassen ergeben. Kleinere Eier bewirken kleinere Brütlinge, die von ihrer Konstitution her geringere Überlebenschancen haben. Die hieraus resultierenden Probleme bei der Vermehrung der Coregonenbestände hat Nümann (1962, 1963) für den Bodensee dargelegt. Die Problematik trifft gleichermaßen auf den Starnberger See zu.

Bei der Bestimmung des Eigewichts war das Ergebnis der Wägungen (von jeweils 10 Eiern): 1. 63,8 mg, 2. 58,6 mg, 3. 63,2 mg, 4. 62,5 mg, 5. 62,5 mg, 6. 62,9 mg, 7. 66,2 mg, 8. 56,8 mg, 9. 67,1 mg, 10. 62,5 mg.

Das Durchschnittsgewicht pro Ei ergibt sich zu rd. 6,3 mg.

Zur Bestimmung der Eizahl pro l wurde in einem Meßzylinder 10mal das

Volumen von 250 eben befruchteten Eiern ermittelt. Das Durchschnittsvolumen lag bei 2,5 ml. Daraus errechnen sich etwa 100 000 Eier pro l.

5. Dauer der Eientwicklung, Längenmessungen an frischgeschlüpften Larven

Die Entwicklungsdauer der Fischeier von der Laichabgabe bis zum Schlüpftermin wird in der Regel durch die Summe der Tagesgrade gekennzeichnet. Man versteht darunter die Summe der durchschnittlichen Wassertemperaturen aller Bruttage (Morawa 1968). Allerdings stimmt die Temperaturabhängigkeit der Erbrütungsdauer nur im mittleren Bereich mit den nach der Temperatur-Summen-Regel (Tagesgrade) errechneten Werten überein (vgl. Keiz 1959). Wagler (1941) hält genaue Angaben über die Entwicklungsdauer von Coregoneneiern für möglich und sieht in der Unterschiedlichkeit der Tagesgrade ein gutes Unterscheidungsmerkmal für die einzelnen Arten im Coregonensystem. Nach seinen Aufzeichnungen über den Bodensee schlüpft die Brut des Blaufelchens nach 300 Tagesgraden, die des Sandfelchens nach 325 Tagesgraden und die Gangfischbrut nach 360 Tagesgraden.

Die Entwicklungsdauer der Starnberger See-Coregonen wurde während der Erbrütungszeit 1970/71 und 1971/72 beobachtet. Die Erbrütung in der genossenschaftseigenen Brutanstalt in Tutzing erfolgte mit Seewasser. Die durchschnittlichen Wassertemperaturen schwankten zwischen 1,6° C (31. 1. 72) und 5,8° C (21. 12. 1971). Der Entwicklungsgang anhand der Tagesgrade war folgender:

Das Augenpunktstadium (erstes Pigment in den Augen) war am 11. Januar 1971 bei 107,5 Tagesgraden, 1972 am 4. Januar bei 126,2 Tagesgraden erreicht. Zum Vergleich gibt Wagler (1941, 456) für Coregonen allgemein rd. 130 Tagesgrade an.

Kurze Zeit später zwischen 120 und 140 Tagesgraden begann das Schlüpfen nicht lebensfähiger Larven. Dieser verfrühte Schlüpfvorgang ist auch von den Brutanstalten des Bodensees bekannt. Das Schlüpfen lebensfähiger Larven begann 1971 am 28. Februar bei 275,5 Tagesgraden. Am 29. März 1971 bei 364,5 Tagesgraden waren sämtliche Coregonenlarven ausgeschlüpft.

1972 fand erstes Schlüpfen am 6. Februar bei 231,8 Tagesgraden statt. Vollständig beendet war der Vorgang am 16. März bei 386,6 Tagesgraden. 1972 wurde also ein anderer Entwicklungsgang festgestellt. Exakte Angaben über den Schlüpftermin in Verbindung mit den Tagesgraden können nicht gemacht werden. In beiden Fällen zog sich das Schlüpfen über Wochen hin, obwohl es sich um einheitliches Eimaterial handelte, das zu gleicher Zeit befruchtet worden war. Das Schlüpfen beginnt zu einem bestimmten Zeitpunkt, erreicht allmählich seinen Höhepunkt, klingt dann langsam ab und ist 4—5 Wochen nach dem ersten Schlüpfen beendet. In diesem Zusammenhang teilt Staudinger (1887) mit, daß nach seinen Ermittlungen das Schlüpfen der Renken im Starnberger See Ende Januar erfolgt. Er be-

richtet weiter, daß der Laichvorgang zwischen 8. und 20. November liegt (4 Wochen eher als zur heutigen Zeit). Bei Annahme einer mittleren Wassertemperatur von 4° C errechnet sich eine Entwicklungsdauer von etwa 290 bis 335 Tagesgraden. Die Befunde der Laichentwicklung am Seeboden könnten somit die Verhältnisse in der Brutanstalt bestätigen.

Die Größe der schlüpfenden Coregonenbrut ist in erster Linie von der Größe der Eier abhängig. Ferner spielt die Temperatur während des Erbrütungsvorganges eine Rolle (Braum 1964).

Längenmessungen eben geschlüpfter Larven von Elternfischen der Larven I+ betrugen 9,0 mm (8,8—9,3), der Altersklasse II+ 10,5 mm (9,9 bis 11,5).

Wagler (1941, 458) bestimmte die Länge mit 8,9 mm (7,4—9,6). Die Zeichnung einer Renkenlarve vom Starnberger See findet sich bei Wagler (1941, 457). Bei den Larven kann während der ersten Tage nach dem Schlüpfen eine rasche Längenzunahme beobachtet werden. Zu Beginn der Nahrungsaufnahme wird das Wachstum verlangsamt. Die bei der Betrachtung der Larven auffallende Größe der Augen wird mit deren Bedeutung für die Nahrungsaufnahme erklärt. Für diese beginnen sich die Larven gegen Ende des Dottersackstadiums zu interessieren. Die einzelnen Beutetiere werden hierbei binokular fixiert. Die Fischchen schnappen nach den Planktern, wobei ihr Mund als „Vakuumfalle" wirkt (vgl. Braum 1964).

6. Zur Funktionstüchtigkeit der Laichplätze

Im Zuge fortschreitender Eutrophierung der Seen wurde besonders im Bereich des Bodensees auf die Gefahr für die Entwicklung der empfindlichen Coregoneneier hingewiesen, die aus den stets größer werdenden Sauerstoff-Zehrungswerten erwächst (Elster/Nümann 1961, Kriegsmann 1968). Es wird befürchtet, daß die Renkeneier während ihrer Entwicklungszeit infolge Sauerstoffmangels ersticken. Untersuchungen dienen dazu, eine beginnende Gefährdung der Funktionstüchtigkeit der Laichplätze rechtzeitig zu erkennen. Dies ist für fischereiliche Sanierungsprogramme von Bedeutung, da Fördermaßnahmen, wenn diese den Renkenertrag einmal zu stützen hätten, nicht kurzfristig erfolgen können.

Zur Feststellung der Funktionstüchtigkeit wurde Renkenlaich in verschiedene Tiefen des Sees abgesenkt und anhand regelmäßiger Kontrollen die Eientwicklung beobachtet. Als Behälter für die Eier dienten pyramidenförmige Eisendrahtgestelle, die mit „Monodur 1120" ausgeschlagen waren. Die im Dezember 1971 begonnenen Versuche werden über den Rahmen dieser Arbeit fortgesetzt. Eingehende qualitative und quantitative Analysen der Beobachtungen sollen an anderer Stelle veröffentlicht werden. Den Auswertungen der Vorversuche ist aber zu entnehmen, daß vorläufig noch in allen Tiefen eine Eientwicklung stattfand, die das Schlüpfen lebensfähiger Larven ermöglichte. Die Verluste infolge Absterbens der Eier waren sehr hoch. Die Feststellung, ob und inwieweit Gammariden an der

Eivernichtung beteiligt waren, bleibt einer weiteren Untersuchung vorbehalten.

Über die während der Eientwicklungsdauer herrschenden Sauerstoffverhältnisse können keine exakten Angaben gemacht werden. Aus den Tiefenprofilen von Dezember 1970 und 1971 geht hervor, daß die Konzentrationen in 117 m Wassertiefe bei 6,2—7,5 mg/l lagen. Allerdings bleiben die Bedingungen in der Schlamm-Wasser-Kontaktschicht wie oben beschrieben unbekannt. Sicher ist aber, daß für die Schaffung günstiger Entwicklungsmöglichkeiten das frühe Einsetzen der herbstlichen Zirkulationsvorgänge von Vorteil ist.

V. Renkenfischerei

1. Ertragsstruktur*)

Am Starnberger See meldet jede der 37 fischereiberechtigten Familien am Ende einer Fangperiode dem Genossenschaftsvorstand ihren Fangertrag.

Wagler (Aktenmaterial der Zool. Sammlung des Bay. Staates — unveröffentlicht) bezeichnet den durch die Bayerische Verwaltung der Staatlichen Schlösser, Gärten und Seen erstellten jährlichen Gesamt-Fangertrag für die Renken in seiner Höhe als „unzuverlässig", da die Fischer lediglich $^2/_3$ bis $^3/_4$ des tatsächlichen Fanges angeben (vgl. Jahn 1970).

Von 1920 bis Kriegsende liegt annähernd einheitliches Ertragsniveau vor. Extremwerte bilden die Fangerträge der Jahre 1927 und 1938. Parallel zur Entwicklung am Bodensee/Obersee (Ümann 1959) führt die in den Nachkriegsjahren stärker einsetzende Eutrophierung, über die Bereitstellung größerer Nahrungsmengen für die Fische, zu leichten Ertragssteigerungen. Nach 1956 setzt ein sprunghaftes Ansteigen der Erträge ein.

Tab. 8: Renkenfischerei am Starnberger See — Durchschnittserträge in kg/ha.

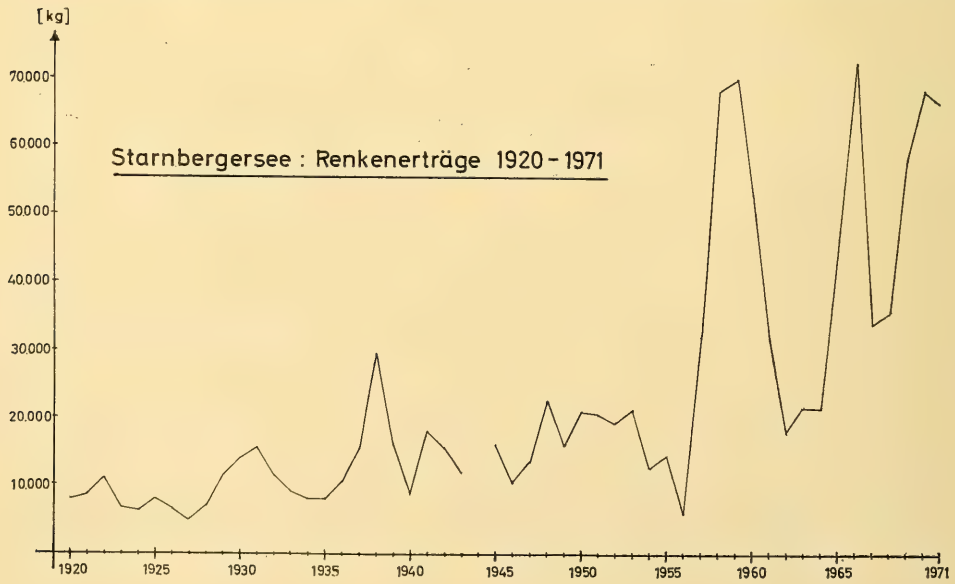
Zeitraum	Durchschnittserträge [kg/ha]	Spannweite
1920—1945	2,09	0,87— 5,19
1946—1956	2,83	1,02— 4,03
1957—1971	8,15	3,16—12,72

*) Unter Ertrag wird hier der der Renkenpopulation durch Fang entzogene Teil des Bestandes verstanden (vgl. Jens 1964, 34).

Abb. 16: Renkenerträge seit 1920

Jahr	kg	kg/ha	Jahr	kg	kg/ha
1920	7537	1,31	1946	10452	1,83
1921	8673	1,51	1947	13448	2,35
1922	10966	1,92	1948	23017	4,03
1923	6587	1,15	1949	16243	2,84
1924	5912	1,03	1950	21007	3,67
1925	7901	1,38	1951	20467	3,58
1926	6615	1,15	1952	19646	3,44
1927	4979	0,87	1953	21000	3,67
1928	6929	1,21	1954	12569	2,20
1929	11605	2,03	1955	14688	2,57
1930	14313	2,50	1956	5822	1,02
1931	15481	2,71	1957	32208	5,64
1932	11766	2,06	1958	68441	11,98
1933	8964	1,57	1959	69832	12,23
1934	7805	1,36	1960	52806	9,24
1935	8094	1,41	1961	32215	5,64
1936	10605	1,85	1962	18054	3,16
1937	15596	2,73	1963	21573	3,77
1938	29675	5,19	1964	21766	3,81
1939	16494	2,88	1965	45120	7,90
1940	9076	1,58	1966	72645	12,72
1941	18141	3,17	1967	34491	6,04
1942	15637	2,73	1968	35720	6,25
1943	12311	2,15	1969	58358	10,22
1944	—	—	1970	68644	12,02
1945	16231	2,84	1971	66714	11,68

1920—1936 Wagler (1938, 13).
1939—1950 Wagler (unveröffentlichte Aufzeichnungen der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates).
1953—1971 Aufzeichnungen der Fischereigenossenschaft Würmsee.
1937/38 1951/52 Aufzeichnungen der Bayerischen Verwaltung der Staatlichen Schlösser, Gärten und Seen.



Der von Schmid (1967) mit 23,8 kg/ha angegebene hohe Durchschnittsertrag für 1966 ist der Fangertrag von nur 3 Betrieben. Da aber die Renkenfischerei betriebsweise mit unterschiedlicher Intensität ausgeübt wird, sind einzelbetriebliche Angaben zur Erstellung eines Gesamt-Fangertrages nicht hinreichend repräsentativ. Auch unter Berücksichtigung zu niedriger Angaben in der Statistik, scheint dieser Wert wegen der Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes die derzeitigen Möglichkeiten des Sees zu übersteigen.

2. Altersklassenzusammensetzung

Die Untersuchung der Altersklassenzusammensetzung wurde an der 487 Exemplare umfassenden Stichprobe vorgenommen.

Tab. 9: Altersaufbau des Renkenbestandes

AK	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Summe
I+*)					1		3	31	35
II+	31	17	30	39	49	36	42	10	254
III+	29	46	36	18	20	28	18	2	197
IV+							1		1

Erstes Auftreten der Altersklasse I+ wird bei Verwendung von Netzen der Maschenweite 40 und 42 mm am Starnberger See in den Monaten Juli/August festgestellt. Gegen Ende der Fangperiode nehmen die Anteile dieser Klasse in den Fängen zu. Den größten Prozentsatz am Gesamtumfang bildet die Klasse II+. Sie ist über die ganze Fangperiode dominierend. Auch die Klasse III+ ist bis Mai dominant am Fang beteiligt. Sie ist bis zum Ende der Fangperiode mit abnehmendem Umfang vertreten. Der Fang eines Exemplares der Altersklasse IV+ kann als Seltenheit angesehen werden.

Am Bodensee wurden seit 1930 Untersuchungen der Altersklassenzusammensetzungen durchgeführt. Anfang der 30er Jahre waren 8- und 9-jährige Fische in den Fängen keine Seltenheit. In den nachfolgenden Jahren setzten sich die Fänge im wesentlichen aus den Klassen III+ und IV+ (1934 weitaus der größte Anteil) zusammen. Die Klasse V+ war schon weit weniger vertreten. Obwohl hinsichtlich Schonmaß und Maschenweiten keine Veränderungen vorgenommen wurden, traten während der letzten 20 Jahre die jüngeren Altersklassen immer stärker hervor. Die Klasse II+,

*) Übereinkommensgemäß wird der 1. Januar als Geburtstag der Coregonen angesehen. Solange der Fisch diesen Termin nicht wieder erlebt hat, wird er zur Altersklasse 0 gerechnet. Im weiteren Verlauf zählt er analog zur Altersklasse I, II, III usw. Vom Beispiel II+ ausgehend, bedeutet das Pluszeichen, daß sich der Fisch als Zweijähriger im dritten Lebensjahr befindet (Elster 1935).

deren Vertreter zuvor nur als Vorwüchser vereinzelt im Fang erschienen, stellte bald den Hauptanteil am Gesamtfang. Heute sind schon die Vorwüchser der Klasse I+ in den Fängen nachzuweisen, obwohl zur Schonung dieser Altersklasse die Maschenweite 1965 auf 44 mm heraufgesetzt worden war (vgl. Florin 1968, 1969, 1970). Es liegt daher in letzter Zeit erneut eine Verringerung der im See vorkommenden Altersklassen um eine Altersklasse vor. Wegen der parallellaufenden Eutrophierungsvorgänge in beiden Seen dürfte die Entwicklung der Altersklassenzusammensetzung, so wie sie vom Bodensee bekannt ist, in ähnlicher Form für den Starnberger See zutreffend sein.

Die Höhe des Gesamt-Fangertrages an Renken wird in erster Linie durch die Klasse II+ festgelegt. Nur dann, wenn diese Klasse zahlenmäßig so stark vertreten ist, daß sie innerhalb einer Fangsaison nicht vollständig herausgefangen werden kann, kommt es zur Ausbildung der Klasse III+ mit erhöhten Fanganteilen innerhalb der ersten Jahreshälfte. Die Fanganteile gehen in der zweiten Jahreshälfte rasch zurück. Am letzten Fangtag der Saison 1970 wurden an 337 Renken Altersbestimmungen durchgeführt. Nur 5 Exemplare gehörten der Altersklasse III+ an. Alle anderen Fische waren jünger. Dieser Tatbestand zeigt, daß bei der Intensität der Befischung nur noch wenige Exemplare der Altersklasse III+ zur Abgabe ihrer Laichprodukte gelangen. Bildet die Klasse II+ einen zahlenmäßig schwachen Jahrgang, ist auch die Zahl der II+-Laichfische stark dezimiert.

3. Wachstum

Die Bestimmung des mittleren Wachstums eines Jahrgangs erfolgt anhand von Wachstumsrückberechnungen aus dem Schuppenbild. Da das Wachstum von Körper und Schuppen nicht direkt proportional ist, kommen Korrekturfaktoren nach Einsele (1943) und Elster (1944) zur Anwendung. Die Methode erlaubt es, das durch die zunehmende Eutrophierung beschleunigte Wachstum der Bodenseeblaufelchen nachzuweisen (Ümann 1959, 1962, 1967, 1970). Verschlechterungen im Trophiezustand eines Gewässers werden auf diese Weise durch Veränderungen im mittleren Wachstum einer Coregonenpopulation erkannt.

Durch Art und Intensität der Befischung werden bei Erreichen des Schonmaßes zuerst schnellwüchsige, später langsamwüchsige Fische gefangen. Durchschnittswerte für Körpermaße eines erstmalig zum Fang kommenden Jahrgangs fallen deshalb durch den Einfluß der Vorwüchser zu hoch aus. Für ältere Jahrgänge sind die Werte dagegen zu niedrig, da die Vorwüchser gefangen worden sind und nur „Minusabweicher" zur Vermessung gelangen. Die durch genetische und Umweltfaktoren bedingten Wachstumsunterschiede werden durch „Spannweiten" der Werte zum Ausdruck gebracht. Bei Auswertung der Fänge wird auf Berechnung des mittleren Jahreszuwachses der einzelnen Parameter verzichtet und stattdessen versucht, durch Einsatz von Netzen unterschiedlicher Maschenweite (36 bis

48 mm) die Wachstumsunterschiede durch die Spannweiten besonders gut sichtbar zu machen. Bei Festlegung des Schonmaßes für eine Altersklasse kann somit der Richtwert durch die Vorwüchser bestimmt werden. Damit unterbleibt die fortlaufende negative Selektion durch den Fang der Vorwüchser. Genetisch hochwertiges Material bleibt dem Gewässer für die Vermehrung der Bestände erhalten.

Die Untersuchungen erfolgten jeweils zwischen dem 1. und 5. eines Monats. Da das Wachstum der Fische während der kalten Jahreszeit stagniert, beschränken sich die Auswertungen auf den Zeitraum von März bis Oktober.

Tab. 10: Auswertung der Fänge

Gesamtlänge (Lt)

**)	M Lt I+	Spannweite	M Lt II+	Spannweite	M Lt III+	Spannweite	M Lt IV+
März			31,1 (31)	27,7—34,5	36,6 (29)	32,5—41,4	
April			30,7 (17)	28,4—33,6	35,0 (46)	32,3—38,0	
Mai			31,4 (30)	28,8—33,1	35,4 (36)	32,5—40,8	
Juni			32,0 (39)	29,9—35,0	36,6 (18)	33,4—40,6	
Juli	29,4 (1)*		32,3 (49)	30,2—36,0	35,5 (20)	33,2—40,0	
Aug.			33,9 (36)	31,6—36,5	36,8 (28)	35,3—39,8	
Sept.	28,8 (3)	26,1—31,4	35,1 (42)	31,7—37,7	38,9 (18)	36,1—42,2	48,4 (1)
Okt.	28,9 (31)	26,2—32,6	36,4 (10)	31,6—40,6	41,4 (2)	40,6—42,3	

*) Anzahl untersuchter Exemplare **) M = Mittelwert

Umfang (U)

	M U I+♀	Spannweite	M U I+♂	Spannweite	M U II+♀	Spannweite
März					16,5 (20)	14,6—18,3
April					15,5 (5)	15,0—16,8
Mai					16,9 (18)	14,7—18,0
Juni					17,5 (17)	16,0—19,1
Juli	15,5 (1)				17,7 (17)	16,2—19,0
Aug.					18,1 (16)	16,5—19,5
Sept.	14,6 (3)	14,5—14,9			18,4 (9)	17,3—19,5
Okt.	15,0 (21)	13,9—16,3	14,9 (10)	12,5—16,7	19,4 (4)	18,0—20,8

M U II+♂	Spannweite	M U III+♀	Spannweite	M U III+♂	Spannweite	M U IV+♀
15,4 (11)	14,3—16,2	17,4 (15)	16,3—18,5	17,6 (14)	15,3—21,3	
15,9 (12)	14,7—17,0	17,5 (18)	16,1—19,2	17,3 (28)	15,6—19,2	
16,8 (12)	16,0—17,7	19,0 (24)	17,0—22,3	18,7 (12)	17,0—22,0	
17,1 (22)	15,7—18,7	19,6 (13)	18,0—21,4	19,3 (5)	18,2—20,1	
17,2 (31)	16,3—18,7	19,7 (10)	18,4—22,2	18,8 (10)	17,4—20,3	
17,4 (20)	15,9—19,0	19,7 (16)	18,1—21,2	19,1 (12)	18,2—20,0	
17,9 (33)	16,7—19,6	20,1 (11)	18,6—22,8	20,8 (7)	19,9—21,8	29,0 (1)
18,4 (6)	17,0—20,4	21,4 (1)	—	20,4 (1)		

Vollgewicht (Gv)

	M Gv I+	Spannweite	M Gv II+	Spannweite	M Gv III+	Spannweite	M Gv IV+
März			273 (31)	206—333	394 (29)	293—580	
April			250 (17)	206—278	363 (46)	302—442	
Mai			261 (30)	159—313	386 (36)	286—618	
Juni			287 (39)	214—350	414 (18)	338—536	
Juli	208 (1)		253 (49)	242—348	408 (20)	348—545	
Aug.			330 (36)	262—382	430 (28)	361—511	
Sept.	175 (3)	137—219	350 (42)	274—450	513 (18)	432—727	1245 (1)
Okt.	185 (31)	117—270	399 (10)	272—507	579 (2)	567—592	

Korpulenzfaktor ($K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt^3}$)

	M K I+	Spannweite	M K II+	Spannweite	M K III+	Spannweite	M K IV+
März			0,90 (31)	0,74—1,12	0,79 (29)	0,67—1,01	
April			0,85 (17)	0,73—0,95	0,78 (46)	0,68—1,10	
Mai			0,84 (30)	0,66—1,14	0,85 (36)	0,65—1,00	
Juni			0,86 (39)	0,73—1,02	0,84 (18)	0,72—1,06	
Juli	0,81 (1)		0,86 (49)	0,69—1,03	0,89 (20)	0,72—1,14	
Aug.			0,83 (36)	0,72—0,95	0,85 (28)	0,69—0,98	
Sept.	0,71 (3)	0,68—0,77	0,79 (42)	0,67—0,96	0,86 (18)	0,75—1,05	1,04 (1)
Okt.	0,74 (31)	0,68—0,91	0,81 (10)	0,75—0,89	0,81 (2)	0,74—0,88	

In Tab. 10 sind die monatlichen Mittelwerte (M) für die in der Stichprobe angetroffenen Altersklassen mit den dazugehörenden Spannweiten dargestellt. Die in Klammern gesetzten Zahlen stellen die Anzahl der untersuchten Exemplare dar.

Hinsichtlich der Gesamtlänge (Lt) ist für die Altersklassen fortlaufender Anstieg der durchschnittlichen Monatswerte sowie der Eckwerte der Spannweiten zu erkennen. Der etwas höhere Märzwert dürfte mit den Resten eines Überhanges an Vorwüchsern aus dem Vorjahr zu begründen sein. Ein Hinweis darauf, daß infolge des vergrößerten Nahrungsangebotes das Wachstum der Renken zugenommen hat, findet sich bei W a g l e r (1937, 401). Bei seinen biometrischen Arbeiten am Starnberger See lag ihm ein Fischmaterial vor, das eine durchschnittliche Gesamtlänge von 25,4 cm aufwies. (Dieser Wert ist nicht damit zu begründen, daß zu jener Zeit mit Netzen engerer Maschenweite gefischt wurde. Das geringere Wachstum der Fische findet vielmehr in der Altersklassenzusammensetzung zusätzliche Bestätigung). Die Gesamtlänge der heute zum Fang kommenden Fische hat sich damit erheblich vergrößert. Vergleiche mit den Auswertungen der Fänge des Bodensees zeigen, daß die Renken heute in 2 Jahren (I+) gleiche Längen erreichen wie in den dreißiger Jahren nach 5 Jahren (IV+) (N ü - m a n n 1970). Inwieweit das Wachstum noch von anderen Faktoren wie

Wassertemperatur oder Populationsdichte beeinflußt wird, ist im einzelnen unerforscht.

Auffallend sind die großen Wachstumsunterschiede innerhalb der einzelnen Altersklassen, die an den Spannweiten sichtbar werden. Ein II+ Fisch kann im März 34,5 cm Lt und 18,3 cm Umfang messen, außerdem 333 g wiegen. Ein langsamwüchsiger Altersgenosse weist dagegen 7 Monate später im Oktober nur 31,6 cm Lt und 18,0 cm Umfang bei 270 g auf. Auch Fische der Altersklasse I+ können im Oktober 32,6 cm Lt bei 270 g aufweisen. Bei solchen Exemplaren ist der Umfang deutlich geringer und der Korpulenzfaktor kleiner. Der Vergleich von Vorwüchsern und Langsamwüchsern zeigt Wachstumsunterschiede, die zusammengefaßt ergeben, daß Vorwüchser am Ende des 3. Jahres (II+) fast doppelt so schwer sind wie gleichaltrige langsamwüchsige Artgenossen.

Die Messung der Körperumfänge erfolgt im Hinblick auf die Festlegung der Maschenweite unter den gegebenen biologischen Voraussetzungen. Die Maschenweite errechnet sich — bei Angabe der Kantenlänge — aus dem vierten Teil des Körperumfanges.

Tab. 11: Körperumfang und Maschenweite [mm]

Umfang	MW	Umfang	MW
16,0	40,0	20,5	51,2
16,5	41,2	21,0	52,5
17,0	42,5	21,5	53,7
17,5	43,0	22,0	55,0
18,0	45,0	22,5	56,2
18,5	46,2	23,0	57,5
19,0	47,5	23,5	58,7
19,5	48,7	24,0	60,0
20,0	50,0		

Wollte man die Altersklasse I+ vollständig schonen, wäre in der Praxis so vorzugehen, daß der größte gemessene Umfang den Richtwert zur Festsetzung der Maschenweite darstellt. Bei dem im Oktober für einen I+ Milchner festgestellten Umfang von 16,7 cm ist die Maschenweite damit zwischen 41,2 und 42,5 mm anzusetzen. Die Tabelle zeigt weiterhin, daß die Fische nur relativ kurze Zeit in den am Starnberger See verwendeten Netzen der Maschenweite 40—42 mm fängig sind, dann sozusagen aus der Masche herauswachsen. Auch aus diesem Grunde ist der Fang eines Exemplars der Altersklasse IV+ mit einem Umfang von 29,0 cm als Seltenheit anzusehen. Lediglich die große Befischungsintensität verhindert, daß Renkenbeifänge in Hechtnetzen (60—80 mm) relativ unbedeutend sind.

Bei Beurteilung des Wachstums durch den Korpulenzfaktor werden Länge und Gewicht der Fische gleichzeitig berücksichtigt ($K = \frac{Gv. 100}{Lt^3}$). Dabei

zeigte sich, daß die Fische im Laufe ihrer Entwicklung korpulenter werden. Dies geht aus dem Vergleich der Korpulenzfaktoren der Altersklasse I+ und II+ hervor. Während die Werte für die Altersklasse I+ zu Beginn ihres Auftretens in den Fängen bei durchschnittlich 0,71—0,74 lagen, stiegen sie im Laufe eines Jahres auf durchschnittlich 0,85 an. Mit dieser Größe dürfte auch der Gesamtdurchschnittswert des Sees festliegen. Die Spannweite liegt zwischen 0,66 und 1,14. Die Werte sind gut mit den Angaben von Reichenbach-Klinke (1967) für Chiemsee und andere oberbayerische Seen vergleichbar (0,8 bis 1,15). Der Korpulenzfaktor der Renken des Starnberger Sees ist damit dem der Renken der übrigen Seen des oberbayerischen Voralpengebietes ähnlich. Außerbayerische Vergleiche mit Renken des Laacher Sees, die vom Verfasser an einer Stichprobe von 103 Exemplaren 1972 vorgenommen wurden, zeigen, daß die Fische der Altersklasse II+ dieses Sees noch ziemlich schlank sind. In den höheren Altersklassen sind die Fische dann allerdings korpulenter als die oberbayerischen Vertreter.

Tab. 12: Korpulenzfaktoren von Renken des Laacher Sees (Dezember 1972)

AK	M	Spannweite	n
II+	0,76	0,70—0,86	10
III+	0,91	0,69—1,17	71
IV+	1,03	0,80—1,19	22

4. Befischungsintensität

Die Befischungsintensität entspricht dem Fangmittelaufwand während eines Zeitraumes (vgl. Elster 1944). Bei den durchgeführten Berechnungen wurde die innerhalb einer Fangperiode eingesetzte Netzfläche ermittelt und zur Seefläche in Beziehung gesetzt. Vergleichende Untersuchungen am Ammersee und Chiemsee sollten die Befischungsintensität des Starnberger Sees anschaulich machen. Schwierigkeiten traten dadurch insofern auf, als an den einzelnen Seen Unterschiede in den Befischungsgepflogenheiten und der Länge der Fangperioden anzutreffen sind. Bei der Berechnung wurde daher im einzelnen wie folgt vorgegangen:

a) Es wurde die Anzahl der Fischereitage der jeweiligen Seen innerhalb der Fangperiode 1972 bestimmt.
b) Die Netzfläche, die ein Fischer im Laufe der Fangperiode ausgebracht hatte, wurde ermittelt. Dabei wurde der am Starnberger See und Chiemsee herrschenden Gewohnheit, die Fangperiode fischereilich in 2 Abschnitte zu gliedern, Rechnung getragen. (Vom 3. Januar bis 2. Juni 1972 fischte jeder Fischer am Starnberger See 7 Tage in der Woche mit 1200 m² pro Tag, vom 5. Juni bis 29. September 4 Tage in der Woche mit 2000 m². Am Chiemsee blieb im Gegensatz dazu die Netzfläche unverändert).

c) Die Netzfläche eines Fischers während der Fangperiode wurde auf die Anzahl der Fischereiausübenden der Seen umgerechnet und zur jeweiligen Seefläche ins Verhältnis gesetzt. Als Ergebnis liegt die eingesetzte Gesamtfläche pro ha für 1972 vor.

Tab. 13: Befischungsintensität 1972

	Starnberger See	Ammersee	Chiemsee
Seefläche [ha]	5710	4700	8014
Fischereiberechtigte	37	36	19
Fischereiausübende	35	24	19
Fangperiode 1972	3. 1. — 29. 9.	28. 2. — 29. 9.	3. 1. — 6. 10.
Fangtage i. d. Woche	4—7	4	5—7
Netzfläche/24 Std. [m²]	1200—2000	2500	2000
Netzfläche/Fischer und Fangperiode	319 600	310 000	486 000
Gesamtnetzfläche aller Fischereiausübenden	11 186 000	7 440 000	9 234 000
Gesamtnetzfläche in der Fangperiode [m²/ha]	1959	1582	1152

Die Übersicht zeigt, daß im Vergleichsjahr 1972 die Befischungsintensität am Starnberger See am höchsten war. Zwischen Ammersee und Starnberger See besteht annähernd Übereinstimmung hinsichtlich der Netzfläche, mit der die Fischer während der Fangperiode arbeiten dürfen. Auf diesem Sektor haben die Chiemseefischer größere Möglichkeiten. Hieraus geht hervor, daß die Befischungsintensität der größeren Seen des oberbayerischen Voralpengebietes in erster Linie von der Zahl der Fischereiausübenden im Verhältnis zur Seefläche bestimmt wird. 1972 war für Ammersee*) (84 490 kg ≙ 17,33 kg/ha) und Chiemsee*) (158 897 kg ≙ 19,83 kg/ha) ein ausgesprochen gutes Ertragsjahr, während für den Starnberger See*) der Ertrag schlecht ausfiel (24 984 kg ≙ 4,37 kg/ha). Aus der Größe der Befischungsintensität läßt sich somit die in der Coregonenfischerei allgemein anzutreffende Tendenz ablesen, daß starke Jahrgänge geschont werden, während man sinkenden Erträgen schwächerer Jahrgänge durch Erhöhung des Fangmitteleinsatzes zu begegnen sucht. Aus dieser Sicht ergibt sich, daß das Verhältnis der Befischungsintensitäten der Seen Schwankungen unterworfen und von der Höhe der Erträge abhängig ist. So könnte eine Annäherung der Werte dann erfolgen, wenn die Ertragslage am Starnberger See gut, die der beiden anderen Seen dagegen schlecht ist. Trotzdem kann die vergleichsweise hohe Befischungsintensität am Starnberger See nicht übersehen werden.

*) Mündliche Angaben des jeweiligen Genossenschaftsvorsitzenden.

5. Netze

Die Renkenfischerei wird am Starnberger See ausschließlich mit Stellnetzen betrieben, wobei Schwebnetze und Bodennetze wahlweise zum Einsatz kommen.

a) Schwebnetze werden in der Freiwasserzone des Sees gesetzt. Die zulässige Anzahl von Netzen (diese schwankt derzeit am Starnberger See zwischen 6 und 10) wird aneinandergeknotet und ergibt damit einen Netzsatz, der in gerader Linie oder bogenförmig gesetzt wird. Die gewünschte Fangtiefe wird durch an der Oberleine in regelmäßigen Abständen angeknotete Schnüre mit Schwimmern (für zwei Netze werden in der Regel drei Schwimmer verwendet) eingestellt. Zwei Bojen, eine am Anfang, eine am Ende des Netzsatzes, dienen darüberhinaus der Sichtbarmachung des Fanggerätes. Die Fangtiefe schwankt, von der Wasseroberfläche aus gesehen, etwa zwischen 1 und 35 m. Die Streckung der Netze wird durch beschwerte Unterleinen bewirkt.

b) Bei den Grund- oder Bodennetzen beginnt das Setzen meist in Ufernähe und verläuft je nach Haldenbeschaffenheit in leichter Winkelstellung zum Ufer, wobei normalerweise Tiefen bis zu 40 m befischt werden. Die Schwimmer fallen bei Bodennetzen fort. Sie werden durch in die Oberleine eingearbeitete Korkstücke ersetzt, die durch ihren Auftrieb die Streckung der am Boden stehenden Netze besorgen. Am Starnberger See waren bis 1971 20 Bodennetze im Netzsatz zugelassen. Seit 1971 ist das Fischen mit Bodennetzen zur Schonung der Bestände bis auf weiteres untersagt.

Schwebsatz und Bodensatz befinden sich entweder mit Verankerung als Spannsatz oder ohne Verankerung als Treibsatz im See. Am Starnberger See beträgt die Länge fertig angeschlagener Netze 50 m — die Netzhöhe 4 m. Die Umstellung von 2 m auf 4 m hohe Schwebnetze erfolgte 1971*). Die angegebene unterschiedliche Anzahl verwendeter Netze pro Fangtag richtet sich nach der Zahl wöchentlicher Fangtage und vorherrschender Tendenzen der Befischungsintensität. Der Übergang zu Netzmaterial aus nicht gezwirnten Perlonfäden (auch Perlondraht genannt) erfolgte 1958/59. Seither beträgt die Fadenstärke der Renkennetze 0,15 mm.

Der Weichheit der Netze und der Netzfarbe wird von den die Fängigkeit bedingenden Faktoren besondere Bedeutung beigemessen (v. Brandt 1940, 1948, 1952). Untersuchungen an Coregonenpopulationen (Mohr 1963) über Einflüsse einer speziellen Netzfarbe auf den Fangertrag waren zumindest bei der Kleinen Maräne nicht zu erkennen. Innerhalb dieser Arbeiten fing ungefärbtes Netzmaterial erheblich schlechter. Die am Starnberger See verwendeten Renkennetze werden alle gefärbt. wobei keine spezielle Netzfarbe bevorzugt wird. In der Regel werden Grau- oder Brauntöne verwendet. Das Färben der Netze in heißem Wasser (60—80° C) führte bei ungeeignetem Ausgansmaterial zu unerwünschten Maschenweitenver-

*) Die Netzhöhe des Versuchssatzes betrug 2 m.

kleinerungen. In diesem Zusammenhang ist der Verstreckungsgrad der Polyamidfäden von Bedeutung. Hochverstreckte Sorten haben einen geringer bleibenden Dehnungsanteil als normal verstreckte (Klust 1957). Damit wird die „Beweglichkeit" der Polyamid-Faser gegenüber äußeren Einflüssen stark eingeschränkt. Maschenweitenverkleinerungen eines hochverstreckten Ausgangsmaterials konnten trotz fünfminütigen Kochens nicht nachgewiesen werden. Dadurch, daß der Ankauf der Netze genossenschaftlich erfolgt, kann durch sorgfältige Auswahl unter den verschiedenen Fabrikaten mit geringem Dehnungsvermögen der Gefahr der Verkleinerung der Maschenweiten vorgebeugt werden.

Die Weichheit des Netzmaterials ist nach Steinberg (1961) gegenüber der Sichtbarkeit für die Fängigkeit von nur sekundärer Bedeutung. Der Einstellungswert*) am Starnberger See liegt bei etwa 50 %**), d. h. aus einem 100 m langen Netzblatt wird nach dem „Anschlagen" ein 50 m langes Netz. Die Gewichte der temperaturunabhängigen, flexiblen Unterleinen schwanken zwischen 200 und 800 g pro 100 m. Je nach Gewicht der Unterleine werden die Netze als „schwer" oder „leicht" bezeichnet. „Leichte" Netze sind nach Ansicht der Fischer fängiger. Sie haben aber den Nachteil, daß sie der Fisch bei seinen Fluchtversuchen mehrfach überschlagen kann, wobei sich die Fangfläche verkleinert. Im selben Sinn ist das Netz auch gegen Unterwasserströmungen anfällig, wobei es besonders im Spannsatz zu erheblicher Schrägstellung kommt. Unter solchen Bedingungen werden „schwere" Netze eingesetzt, deren schwerere Unterleine für senkrechte Stellung sorgt.

Den Aufzeichnungen der Fischereigenossenschaft sind die Änderungen der Maschenweiten von 1928 bis 1972 zu entnehmen, wobei von 1928 bis 1945 die Maschenweite für Boden- und Schwebnetze unterschiedlich festgelegt wurde.

Tab. 14: Stellnetz-Maschenweiten der Jahre 1928—1972

Schwebnetze		Bodennetze	
Jahr	MW [mm]	Jahr	MW [mm]
1928	25	1928	28
1929	26	1929	28
1930	28	1930	30
1934	32	1934	34
1938	34	1938	35
		1941	36
1946	36	1946	36
1953	38	1953	38
1957	40	1957	40
1972	42	1972	42

*) Einstellungswert = Netzlänge : Leinenlänge

**) Oberleine ca. 45 %, Unterleine ca. 60 %

Die Aufstellung gibt deutlich die Änderung wider, die als Anpassung an die Veränderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit der Coregonen im Laufe der Zeit zu werten sind. Um durch die Veränderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit nicht zu früh in die Bestände einzugreifen, wurde das Schonmaß für die Fische heraufgesetzt. Zur Einhaltung des Schonmaßes beim Fang wurde eine Erhöhung der Maschenweite notwendig. Die Festlegung des Schonmaßes erfolgt allgemein durch Angabe der Gesamtlänge (Lt) der Fische, die zum Fang kommen dürfen. Am Bodensee beispielsweise beträgt das vorgeschriebene Mindestmaß derzeit 35 cm. Es werden Netze der Maschenweite 44 mm und der Fadenstärke 0,12 mm verwendet.

Zur Einhaltung des Schonmaßes geht man bei der Festlegung der Maschenweite davon aus, daß der größte Körperumfang*) der Coregonen der halben Gesamtlänge entspricht (vgl. Lukowicz 1967). Die Kantenlänge der entsprechenden Netzmasche erhält man, indem der Körperumfang durch 4 dividiert wird. Das Verhältnis von Körperumfang zu Gesamtlänge beträgt nicht 50 %, sondern weist Schwankungen auf, die im Bereich zwischen 40 und 60 % liegen**). Schon Wagler (1927, 140) hat darauf hingewiesen. Besonders wird das Verhältnis durch die Vergrößerung der Gonaden beeinflußt. Es wird daher für richtiger gehalten, bei der Zuordnung von Maschenweiten an die gegebenen biologischen Verhältnisse eines Sees von direkten Messungen der Körperumfänge wie oben beschrieben auszugehen. Zur Schonung genetisch hochwertigen Materials in Form der Vorwüchser einer Altersklasse ist bei Festlegung des Schonmaßes vom oberen Eckwert der Streuung auszugehen. Als Schonmaß für die Altersklasse I+ wurde ein Körperumfang von 16,7 cm (Tab. 10, S. 55) ermittelt. Dieser Wert entspricht einer Maschenweite von 41,7 mm. Würde dagegen das Schonmaß durch die Gesamtlänge bestimmt, so bedingen 32,6 cm Lt eine Maschenweite von 40,7 mm. In der Praxis kämen je nach Art der Bestimmung des Schonmaßes Netze der Maschenweite 41 mm (Gesamtlänge) oder 42 mm (Körperumfang) zur Anwendung. Zur Frage der Festlegung des Schonmaßes für die Altersklasse I+ der Starnberger-See-Renken ergibt sich also ein unterschiedlicher Wert für die Maschenweite. Die von der Gesamtlänge abgeleitete Maschenweite (41 mm) reicht nicht aus, die Schonung der Altersklasse I+ im gewünschten Maße zu bewirken.

Das Fischwachstum ist nicht alle Jahre gleich. Es treten Schwankungen auf, die der wechselnden Intensität einzelner Wachstumsfaktoren unterliegen. Regelmäßige Fischvermessungen innerhalb der einzelnen Fangperioden gestatten es, Veränderungen im Wachstum durch den Einsatz an die Verhältnisse angepaßter Maschenweiten auszugleichen.

Es wurde nun die Frage zu klären versucht, ob die rechnerische Bezie-

*) Wegen der spindelartigen Körperform der Coregonen werden diese meist vor der Rückenflosse eingeklemmt. Nur Exemplare, deren Körperumfänge höhere Werte als der Maschenumfang aufweisen, werden eher in Kiemendeckelnähe gemascht.

**) S. auch Fische Nr. 11 und 16 des April-Protokolls.

hung zwischen dem Körperumfang und der daraus abgeleiteten Größe der Maschenweite auch in der Praxis gilt. Ob sich also beispielsweise Fische mit einem Körperumfang von 16,0 cm mit 40er Netzen fangen lassen, oder ob der Fang schon bei geringerem oder erst bei etwas größerem Umfang erfolgt (siehe auch Lampert 1971, 248 ff.). Ob es also zu Abweichungen kommt, oder ob eine Festlegung der Maschenweiten vom Körperumfang ausgehend rein rechnerisch durchgeführt werden kann, wurde anhand einer Stichprobe von 140 Exemplaren überprüft.*) Die Fische wurden in ca. 35 m Tiefe gefangen. Die Messungen der Körperumfänge ergaben: 17,3 cm (16,0—20,2). Der aus 50 Messungen erstellte Mittelwert für die Maschenweite der verwendeten Netze war 41,5 mm (40,2—42,0).

Die Ergebnisse zeigen, daß sich Fische mit 16,0 cm Körperumfang in Maschenweiten von 40,2 mm fangen. Unter der Voraussetzung bekannter Körperumfänge ist die Anwendung rechnerisch ermittelter Maschenweitengrößen bei der Festlegung des Schonmaßes statthaft (s. Tab. 11, S. 57). Der beim Vergleich der Mittelwerte auffallend hohe Wert für die Körperumfänge im Verhältnis zum Mittelwert für die Maschenweite besagt, daß die untersuchte Renkenpopulation bereits leicht „über die Maschen" hinausgewachsen ist. Dies ist immer dann der Fall, wenn zahlenmäßig starke Jahrgänge bei nur geringer Befischungsintensität genutzt werden.

F. Besprechung der Ergebnisse

I. Trophiezustand

Der von Thienemann und Naumann geschaffene Begriff der „Trophie" bezeichnet den für die Urproduktion zur Verfügung stehenden Nährstoffgehalt eines Gewässers. Erhöhung des Nährstoffangebotes bedeutet Zunahme der Gewässer-Produktivität und Änderung biozönotischer Verhältnisse. Indikatoren einer solchen Entwicklung sind zum einen Veränderungen der Sauerstoffverhältnisse, zum anderen ein Wechsel planktischer, bodenfaunistischer, litoralprofundaler und fischereilicher Bedingungen. Bezüglich qualitativer Auswirkungen der Eutrophierungsvorgänge auf ein Gewässer decken sich die Auffassungen in der Literatur. Über die Quantifizierung bestehen Meinungsunterschiede. Die Auswirkungen einer Vielzahl zum einen bekannter, zum anderen möglicherweise unbekannter Faktoren auf die Produktionskapazität und von hier aus rückwirkend auf den Gewässerhaushalt sind zu wenig erforscht, als daß eine zahlenmäßige Beurteilung des Trophiezustandes etwa anhand von Sauerstoff- und Phosphatkonzentrationen zu befriedigenden Ergebnissen führen könnte. Nach Vollweneider (1968) kann die Beurteilung des Trophiezustandes nur eine qualitative Auskunft darüber geben, ob ein Gewässer als „gefährdet" oder

*) Die Untersuchungen wurden im Januar 1973 am Chiemsee durchgeführt.

schon als „geschädigt" angesehen werden muß — etwa im Sinne einer Störung des Gleichgewichtes zwischen trophogener und tropholytischer Schicht.

Ausgehend von den Untersuchungen in der Zeit von Dezember 1970 bis Mai 1972 zeigten die epilimnischen Sauerstoffverhältnisse des Starnberger Sees die Möglichkeit assimilationsbedingter Sauerstoffübersättigung (April 1971, Mai 1972). Der mit 142 % gefundene hohe Übersättigungswert weist auf die umfangreiche Phytoplanktonentwicklung in der Produktionsschicht hin. Weiterhin auffallend waren die metalimnischen Sauerstoffminima, die durch der RGT-Regel entsprechend schneller verlaufende sauerstoffzehrende Abbauprozesse bewirkt werden (Oktober 1971, November 1971). Im Tiefenprofil vom 7. Oktober 1971 gehen die Sauerstoffwerte von 9,4 mg/l in 8 m auf 6,3 mg/l in 16 m Wassertiefe zurück, um dann in 50 m Wassertiefe wieder 9,8 mg/l zu betragen. Besonders sind auch die Sauerstoffverhältnisse im mittleren Hypolimnion — dem Sauerstoffspeicher eines tiefen Sees — zu beachten. Im Bereich von 50—80 m Wassertiefe lagen in der Zeit von Oktober 1971 bis März 1972 die Werte zwischen 8,6 und 9,8 mg/l, so daß die Sättigungswerte mit 74 und 85 % schon deutlich unterschritten wurden. Die Sauerstoffverhältnisse über Grund zeigten im April 1971 nach Abschluß der Frühjahrsvollzirkulation 10,3 mg/l, so daß der See mit einem 13 %igen Sauerstoffdefizit in die Sommerstagnation eintrat. Im Mai 1972 wurden 8,8 mg/l gefunden, die einem 25 %igen Defizit vor der Sommerstagnation entsprechen. Mit 1,7 bis 2,0 mg/l wurden über dem Boden die niedrigsten Sauerstoffwerte für 1971 und die bisher für den Starnberger See niedrigsten Werte überhaupt gemessen. Wegen der methodischen Schwierigkeiten wurden die wahrscheinlich noch schlechteren Verhältnisse an der Sediment-Wasser-Kontaktzone nicht erfaßt.

Herrschen an der Sediment-Wasser-Kontaktzone infolge anaerober Prozesse reduktive Bedingungen, so hat das zur Folge, daß Fe^{++}-, Mn^{++}- und o-PO_4^{---}-Ionen freigesetzt werden, die zuvor in Gegenwart von Sauerstoff am Sediment festgelegt waren („Phosphatfalle"). Bernhardt (1969, 165) sieht als kritische Grenze einer solchen Freisetzung Sauerstoffgehalte innerhalb der Mikroschichtung (5 cm über Grund) an, die 2,0 mg/l unterschreiten. Im einzelnen schreibt er: „Sobald die Sauerstoffgehalte hier unter 2 mg/l absinken, verliert die bis dahin noch oxydativ wirkende oberste Schicht des Bodenkörpers ihr Oxydationsvermögen, so daß es zur Freigabe der Fe^{++}-, Mn^{++}- und o-PO_4^{---}-Ionen aus dem Sediment und darunter liegendem Bodenmaterial kommt." Damit dienen die Mikronährstoffe erneut dem Aufbau organischer Substanz. Das Ergebnis des November-Tiefenprofils berechtigt zu der Annahme, daß innerhalb der Tiefenrinne des Starnberger Sees solche Verhältnisse angetroffen werden können. Allerdings sind sie auf den letzten Abschnitt der Sommerstagnation beschränkt.

In diesem Zusammenhang ist der Einfluß klimatischer und hydrologischer Faktoren bei der Beurteilung des Trophiezustandes von großer Bedeutung. Die gefundenen ungünstigen Verhältnisse sind u. a. mit der Großwetterlage zu erklären, die den Erholungsuchenden den schönsten Sommer seit Jahren bescherte: Wenig Wind und Niederschlag — viel Sonne, hohe

Wassertemperaturen und besonders die sich daraus ergebende, langanhaltende Sommerstagnation brachten eine Vergrößerung der organischen Eigenproduktion mit sich.

Daraus auf eine anhaltende Verschlechterung des Trophiezustandes zu schließen, dürfte zu falschen Vorstellungen führen. Es zeigt sich zwar, daß die Sauerstoffkonzentrationen über der tiefsten Seestelle abgenommen haben (W a c h t e r — November 1956: 3,46 mg/l; Gewässergüteaufsicht — Oktober 1968: 3,3 mg/l, November 1971: 1,7 mg/l), die Interpretation der Werte kann aber nur in enger Verbindung mit den vorherrschenden Witterungsverhältnissen geschehen. Es wird durchaus für möglich gehalten, daß bei stark wechselnder Witterung mit kurzer Sommerstagnation und frühem Einsetzen herbstlicher Zirkulationsvorgänge die Sauerstoffkonzentrationen über Grund im Oktober/November wesentlich günstigere Werte annehmen können.

Welche Bedeutung bei der Beurteilung die Witterungsbedingungen und besonders die Windverhältnisse haben, geht aus dem Vergleich der Werte für April 1971 und Mai 1972 hervor. 1972 wurden nur 8,8 mg O_2/l vor Einsetzen der Sommerstagnation gefunden. Hier hatte wahrscheinlich der verzögerte Eintritt in die Frühjahrsvollzirkulation infolge ruhiger Witterungsbedingungen zu Beginn des Jahres bewirkt, daß der Sauerstoffsättigungsgrad nicht den Wert des Vorjahres erreicht hat. Die in Tab. 4, S. 26, dargestellten Witterungsverhältnisse zeigen für die Monate November bis März wesentlich ruhigeres Wetter als im März und April, so daß angenommen werden kann, daß ein intensiver Sauerstoffsättigungsvorgang erst von März an stattgefunden haben muß. In dieser Zeit stiegen die Sauerstoffkonzentrationen von 5,3 auf 8,8 mg/l. Aus der Beobachtung geht darüberhinaus auch der Einfluß hervor, den langanhaltendes, unruhiges Winterwetter für den Sättigungsvorgang hat. Ungünstig im Hinblick auf die Zirkulationsvorgänge ist sicherlich schneller Eintritt in die Winterstagnation und damit möglicherweise verbundene Eisbedeckung der Wasseroberfläche.

Für 1971 hätten Homothermie und Windverhältnisse gute Voraussetzungen für eine vollständige Sättigung des gesamten Wasserkörpers abgegeben. Daß diese dennoch unterblieb, muß der großen Tiefe und der entsprechend großen Wassermasse zugeschrieben werden. Offenbar bedarf es erheblich intensiverer Umwälzungsvorgänge, um auch in der Tiefenwanne eine komplette Sauerstoffsättigung herbeizuführen. Die klimatischen Gegebenheiten im Gebiet des Starnberger Sees weisen jedoch nicht darauf hin, daß die ohnehin schon günstigen Windverhältnisse des Frühjahrs 1971 häufig übertroffen werden können. Intensivere Umwälzungsvorgänge sind daher nur bei ungewöhnlichen Witterungsabläufen zu erwarten.

Obwohl epilimnische Sauerstoffübersättigungen, metalimnische Minima, die Verminderung hypolimnischer Sauerstoffgehalte und besonders stärkeres Absinken der Konzentrationen über Grund als Indiz für mehr oder weniger ausgeprägte Eutrophierungsvorgänge tiefer Seen angesehen werden (F i n d e n e g g 1936), dürfte die Einstufung des Sees als „eutroph“ — etwa nach den von F r i t s c h (1971) angegebenen Richtwerten — nicht über je-

den Zweifel erhaben sein. Eine exakte Beurteilung erscheint nämlich erst dann möglich, wenn bei zukünftigen Untersuchungen, neben technischer Vervollkommnung der Wasserentnahme im bodennahen Bereich, umfangreicheres Zahlenmaterial regelmäßiger Probeentnahmen über mehrere Jahre hinweg zusammengetragen und in Verbindung mit genauen Witterungsbeobachtungen ausgewertet werden kann.

Beim Vergleich der Angaben Nähers (1963) mit den eigenen Untersuchungen ist allerdings eindeutig ein Anstieg der Phosphatkonzentrationen innerhalb der letzten Jahre als Folge der ständig einfließenden Abwässer nachzuweisen. Über die zahlenmäßige Bedeutung von Phosphatkonzentrationen für den Gewässerhaushalt lassen sich nach Vollenweider (1968) nur „Wahrscheinlichkeitsaussagen" machen. Unter dieser Bedingung kann angenommen werden, daß Gefahr für den Trophiezustand eines Gewässers besteht, wenn die Frühjahrskonzentrationen an „ausnutzbaren Phosphorverbindungen 10 mg P/m^3" betragen. Dieser Wert entspricht einer Orthophosphatkonzentration von 0,033 mg/l. Bevor man von dieser Richtgröße als Beurteilungsmaßstab ausgeht, muß man sich darüber im klaren sein, daß die quantitative chemische Analyse von Orthophosphat Schwierigkeiten bereitet. Man ist bemüht, die verschiedenen Störfaktoren mit unterschiedlichen Methoden zu eliminieren.

Am Starnberger See wirkt sich eine Phosphatbelastung wegen der langen theoretischen Wassererneuerungszeit von etwa 20 Jahren besonders ungünstig aus. Ist Phosphor einmal in den See gelangt und nicht am Sediment festgelegt, kann dieser nur auf dem Weg über das abfließende Wasser den See verlassen. Selbst unter der Voraussetzung, daß es gelänge, Phosphor vollständig vom See fernzuhalten, gestaltete sich die Seensanierung langwierig, da vor allem in niederschlagsarmen Jahren aus den geschilderten Gründen der Phosphatgehalt nur geringfügig abnimmt.

Indizien für hohe Phosphatgehalte und die damit verbundene erhöhte Produktion sind Vegetationsfärbungen durch Massenentwicklung von Algen zu bestimmten Jahreszeiten. Massenauftreten der Arten *Anabaena* und *Oscilatoria* sind keine Seltenheit. Zeitweilig muß die Stellnetzfischerei im epilimnischen Bereich eingestellt werden, da die Netze sich mit einem fingerdicken Belag überziehen und in kürzester Zeit nicht mehr fängig sind. Im Frühjahr bildet sich nach eigenen Beobachtungen auf flachem Seegrund in der durchlichteten Zone ein dichter Algenteppich (Wassertiefe bis 2 m). Bei Sonneneinstrahlung ist die Photosynthese so intensiv, daß es zum gasförmigen Austritt des Sauerstoffs im Algenpolster kommt. Die Gasblasen verfangen sich im Fadengeflecht und verleihen der Algenmasse Auftrieb. Sie löst sich vom Boden ab und bedeckt große Flächen der Uferzone. Das regelmäßige Auftreten dieser Algenblüte ist erst seit etwa 10 Jahren feststellbar. Diese Algenblüten sind nicht nur für die Fischerei eine Gefahr, sondern können Nachteile für den Badebetrieb und damit die Erholungsfunktion des Sees für den Menschen mit sich bringen.

Mit der Ausbreitung des Algenteppichs dürfte vermutlich der geradezu katastrophale Rückgang der Rohrbestände *(Phragmites communis)* zusam-

menhängen. Vorkommen sind auf den äußersten Flachwasserbereich beschränkt (Wassertiefe bis 50 cm). Das Rohr befindet sich in einer Rückwärtsbewegung auf das Land zu. Dort gedeiht es derzeit am besten. Auffälligstes Beispiel für die Abnahme des Röhrichts ist die Roseninsel, die bis zum Jahre 1965 einen dichten Rohrgürtel aufwies. Der Zutritt zur Insel war durch diesen natürlichen Schutz erschwert. Heute ist nur noch geringer Rohrbestand anzutreffen. Von den 49 km Seeumfang konnten 1971 15 km rohrbestandenes Ufer ausgemacht werden. Nur an 2 Stellen fand noch ein Wachstum in 1,5 m Wassertiefe statt. Die Bestände sind lückig und machen einen kümmernden Eindruck. Inwieweit sich hier ökologische Faktoren geändert haben und sich nachteilig für die Rohrentwicklung auswirken, ist unbekannt.

Massenauftreten von Burgunderblutalgen *(Oscillatoria rubescens)* als Indiz für stärkere Eutrophierungsvorgänge konnten bisher nicht beobachtet werden. Es ergibt sich aber aus dieser Sicht nicht unbedingt ein Hinweis darauf, daß der dazu nötige fortgeschrittene Eutrophierungsgrad noch nicht erreicht sei. Vom stark eutrophierten Greifensee im Kanton Zürich ist bekannt, daß dort niemals diese Algenart in auffälligen Mengen anzutreffen war. Vor allzu optimistischer Anschauung (K l e e 1971) muß im Gegenteil an dieser Stelle ausdrücklich gewarnt werden.

Auch das beschleunigte Fischwachstum, das für die Renken des Starnberger Sees nachzuweisen ist, kann als Indiz für die Veränderungen des Trophiezustandes angesehen werden. Untersuchungen am Bodensee haben gezeigt, „daß der Fisch als Endglied der Nahrungskette und als Ausdruck für die Summenwirkung aller Faktoren den Beginn und Verlauf der Veränderungen am Bodensee am klarsten wiedergibt" (N ü m a n n 1962, 116).

Zusammenfassend wird wegen der Unvollständigkeit vorliegenden Untersuchungsmaterials eine Einstufung des Trophiezustandes als mesotroph bzw. eutroph oder die Zuordnung einer bestimmten Güteklasse etwa nach der „Münchner Methode" für zweifelhaft gehalten. Inwieweit der See im V o l l e n w e i d e r'schen Sinne als „geschädigt" angesehen werden kann, wird besser am Ausmaß der Veränderungen im Gewässerhaushalt in Form von Algenblüten, dem gesteigerten Fischwachstum und dem Rückgang des Geleges sichtbar.

1964 entschlossen sich die Gemeinden zu ersten Sanierungsmaßnahmen, indem sie den „Zweckverband zur gemeinsamen Abwasserbeseitigung in den Gemeinden um den Starnberger See" gründeten. Der Plan sah vor, in einem ringförmig den See umlaufenden Rohrsystem die Abwässer einer zentralen Kläranlage zuzuleiten. 1965 wurde mit dem Bau des Hauptsammlers am dicht besiedelten Westufer begonnen — 1968 mit der Kläranlage in Starnberg. Bisher sind 21,5 km des Ringkanals am Westufer fertiggestellt, der die Abwässer mit Hilfe von 4 Pumpwerken in die Kläranlage fördert. Nach Ausbau noch fehlender Ortskanalisationen kann das gesamte Abwasser des Westufers der Verbandskläranlage zugeleitet werden. Unter der Voraussetzung, daß es den Gemeinden gelingt, durch den Ausbau der Ortskanalisationen sämtliche Gemeindemitglieder „anzuschließen", wird dann

vom Westufer aus eine Abwasserbelastung des Sees nicht mehr erfolgen. Der Bau eines Sammelkanals bis nach Berg am Ostufer wurde im Herbst 1972 begonnen. Seine Länge beträgt 3,68 km. 1975 wird der restliche Abschnitt des Ringkanals zwischen Berg und Seeshaupt fertiggestellt sein. Von diesem Zeitpunkt an ist die Kapazität der Anlage voll ausgenützt (vgl. Bayerisches Staatsministerium des Innern 1971).

Welche Anteile der Gesamtbelastung des Sees mit diesen Maßnahmen erfaßt werden und ob sich der See auch bei völliger Abwasserentlastung überhaupt „tiefgreifend" verbessern kann, wie das Thomas (1971) vom Zürichsee mitteilt, bleibt abzuwarten. Die Voraussetzungen sind dafür am Starnberger See wegen der geschilderten hydrographischen Bedingungen vergleichsweise ungünstig.

II. Die Coregonenpopulation

Die Untersuchungen der Coregonenpopulation des Starnberger Sees, in denen in artensystematischer Hinsicht Stellung genommen wurde, blieben bisher auf diejenigen von Wagler (1941) beschränkt. Damit erhebt sich die Frage, ob die von Wagler beschriebenen Renkenarten (S. 17) heute noch anzutreffen sind oder ob es auch wie an anderen Seen zur Ausbildung von Bastardpopulationen gekommen ist. Bastardierung der Coregonenbestände konnte besonders Dottrens (1955, 1959) nachweisen. Für die Entwicklung verantwortlich gemacht wurden zum einen fortgeschrittene Eutrophierungsvorgänge, die zur Aufhebung der natürlichen „Isolationsmechanismen" zwischen den Arten geführt haben, zum anderen die Anlage von Brutanstalten, die besonders der künstlichen Bastardierung förderlich sein soll (Karbe 1964a, b). Kennzeichen solcher Bastardpopulationen sind deren einheitlicher Charakter. Häufigkeitspolygone zeigen Verteilungen, die die Annahme einer Normalverteilung zulassen. Auffallend ist auch die Erweiterung der Variationsbreiten untersuchter Körpermerkmale.

Die Resultate der biometrischen Analysen sind auf den Seiten 37—43 dargestellt.

Die Ergebnisse zeigen:

a) Große Variationsbreiten (z. B. Anzahl der Kiemenreusendornen: 30—45) und

b) Häufigkeitspolygone, deren Verlauf die Annahme von Normalverteilungen rechtfertigt.

1. χ^2-Test (Chi-Quadrat-Test)

Bei der Deutung der Häufigkeitsverteilungen geht man von der Annahme aus, daß Unterschiede in den Körperproportionen der Arten spezifisch sind und sich als Maxima einer Häufigkeitsverteilung ausdrücken. Bei einer Normalverteilung (Gauß-Verteilung) handelt es sich im Gegensatz dazu um eine sog. Glockenkurve, die bezüglich ihres Mittelwertes symmetrisch

verläuft. Bei der weiteren Auswertung wird die Hypothese getestet, ob die untersuchten Körpermerkmale Verteilungen besitzen, die die Annahme für das Vorhandensein mehrerer Arten im See rechtfertigen oder ob normalverteilte Werte eher auf Bastardierung der Coregonenpopulation hinweisen.

Bei der Durchführung des Tests wird zunächst von der Vermutung ausgegangen, daß die Grundgesamtheit bezüglich jeder untersuchter Körperproportion die Verteilungsfunktion F (x) hat. Aus der Stichprobe berechnet man die sog. empirische Summenhäufigkeitsfunktion $\tilde{F}$ (x). F (x) und $\tilde{F}$ (x) werden in ihrem ganzen Verlauf miteinander verglichen und die Abweichung bewertet. Der hier angewendete χ^2-Test (vgl. Kreyszig 1968, 229 ff.) prüft, ob die Annahme einer Normalverteilung mathematisch haltbar ist.

Die x-Achse wird in sich nicht überlappende Klassen oder Teilintervalle $T_1, T_2, \ldots T_r$ unterteilt, so daß jedes Teilintervall wenigstens 4 Werte der gegebenen Stichprobe $x_1, x_2, \ldots, x_n$ enthält. n_i (i = 1, 2, ..., r) ist die Anzahl der Stichprobenwerte in T_i. Man berechnet auf Grund der hypothetischen Verteilungsfunktion F (x) die Wahrscheinlichkeit P_i, daß die Zufallsvariable X einen Wert aus dem Intervall T_i annimmt. Wenn die Stichprobe den Umfang n hat, sind theoretisch im Teilintervall T_i $\rho_i = n \cdot P_i$ Stichprobenwerte zu erwarten. Man ermittelt nun die Größe χ_0^2:

$$\chi_0^2 = \sum_{i=1}^{r} \frac{(n_i - \rho_i)^2}{\rho i}$$

Die Größe χ_0^2, aufgefaßt als Zufallsvariable, ist unter der Voraussetzung, daß die Hypothese richtig ist, für $n \to \infty$ χ^2-verteilt mit r-1 Freiheitsgraden. Die Nutzanwendung dieser Tatsache liegt darin, daß die Größe χ_0^2 praktisch als χ^2-verteilt mit r-1 Freiheitsgraden angesehen werden kann, wenn nur alle $n_i \geqq 4$ sind (Faustregel). Nun gibt man eine Sicherheitswahrscheinlichkeit p % vor und vergleicht diese mit dem entsprechenden Tabellenwert $v^{P\%}_{(r-1)}$ (Kreyszig 1968, 402).

Ist dann $\chi_0^2 \leqq v^{P\%}_{(r-1)}$, wird die Hypothese angenommen, sonst wird sie verworfen.

Im vorliegenden Falle hat die zu testende Verteilungsfunktion F (x) zwei unbekannte Parameter (s = 2). Erstens den Mittelwert und zweitens die Standardabweichung. Es wird also zuerst der Mittelwert und dann die Standardabweichung nach der Formel

$$s = \sqrt{\frac{1}{n-1}\left\{\sum_{i=1}^{m} n_i x_i^2 - \frac{1}{n}\left(\sum_{i=1}^{m} n_i x_i\right)^2\right\}}$$

bestimmt. Die Prüfgröße χ_0^2 ist jetzt angenähert mit r-s-1 Freiheitsgraden χ^2-verteilt (Listen der statistischen Auswertung im Anhang).

Für die 7 taxionomisch wichtigen Körpermerkmale ergibt sich nach Prüfung der Verteilungen durch den χ^2-Test folgendes Bild:

Tab.15: Ergebnisse der statistischen Auswertung

Körpermerkmale	Annahme einer Normalverteilung
1. Kiemenreusendornen	angenommen
2. Schuppen der Seitenlinie	angenommen
3. Lc : Lt	angenommen
4. Höhe des Schwanzstiels : Lt	verworfen
5. Kopflänge : Lt	angenommen
6. Augendurchmesser : Lt	angenommen
7. Augendurchmesser : Kopflänge	angenommen

Von den 7 taxionomisch wichtigen Körpermerkmalen zeigen 6 Normalverteilung der Werte. Dies weist auf gewisse Einheitlichkeit der Renkenpopulation des Starnberger Sees hin, wenn auch das Vorhandensein nebeneinander vorkommender Arten von seiten der statistischen Aussage nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Für Einheitlichkeit der Population spricht die Tatsache, daß alle befragten Berufsfischer nicht in der Lage waren, mehrere Arten visuell auszulesen. Wegen der übereinstimmenden Aussage von 6 der 7 untersuchten Körpermerkmale erscheinen Zweifel über den Wert der Höhe des Schwanzstiels als systematisches Merkmal gerechtfertigt.

Die Beobachtungen geben eine Stütze für die Theorie, daß es auch am Starnberger See zu Bastardierungserscheinungen gekommen ist. Im Zuge dieses Vorganges ist aus den ursprünglich von W a g l e r (1937a, 1939) für den Starnberger See bestimmten Coregonenarten *C. wartmanni, C. macrophthalmus, C. fera* eine einheitliche Renkenpopulation entstanden, wobei sich die auf sie ausgeübten Einflüsse in den außerordentlich großen Variationsbreiten widerspiegeln. Möglicherweise haben auch die ausgeprägten Eutrophierungsvorgänge dazu geführt, daß die natürlichen Isolationsbarrieren, wie unterschiedliche Laichzeiten, Laichplätze und Laichgewohnheiten unter dem Druck veränderter Umweltverhältnisse aufgehoben worden sind und damit der Genaustausch zwischen den Arten gefördert wurde. Die resultierende Genneukombination könnte Ausgangspunkt für die Bildung einer eigenständigen, milieuangepaßten Coregonenform sein.

Im Zusammenhang mit den ausgeprägten Variationsbreiten könnte auch der Einfluß des Fremdbesatzes eine Rolle spielen. Innerhalb der Population zeigen nicht nur die untersuchten Körpermerkmale stark streuende Variationsbreiten. Gleichermaßen ist auch die große Zeitdifferenz innerhalb der sich der Schlüpfvorgang der Renkenlarven vollzieht (S. 49 f.) und die Tatsache, daß die Laichplätze gleichmäßig über Ufer- und Freiwasserzone verteilt sind (S. 46 ff.), Ausdruck für die Möglichkeit einer Summenwirkung äußerer Einflüsse auf den Coregonenbestand. Der in diesem Zusammenhang in Frage kommende Fremdbesatz läßt sich anhand der Aufzeichnungen der Fischereigenossenschaft Würmsee bis zum Jahre 1900 zurückverfolgen. Es ist daraus zu entnehmen, daß aus verschiedenen Formenkreisen

stammende Coregonen im Laufe der Jahre eingesetzt wurden. Es wird vermutet, daß der Einfluß des Besatzes gering ist, da nur kleine Mengen im Vergleich zum Gesamtbestand eingesetzt wurden. Wegen der Einheitlichkeit der Population sind Einwirkungen des Besatzes auf die Herausbildung von Arten nicht zu erkennen. Eher ist die Annahme gerechtfertigt, daß Fremdbesatz unter dem Druck der neuen Umwelt sich der vorherrschenden Lokalform angepaßt hat.

Tab. 16: Coregonenbesatz durch die Fischereigenossenschaft Würmsee (1900—1971)

Jahr	Art	Herkommen	Anzahl	Alter
1900	Sandfelchen	Bodensee	170 000	Brut
	Blaufelchen	Bodensee	430 000	Brut
	Maränen	wahrscheinl. Angerburg/Ostpr.	2 850	Jährlinge
1904	Blaufelchen und Gangfische	Bodensee	150 000	Brut
	Peipusmaränen	Rußland	5 000	
1905	Blaufelchen und Gangfische	Bodensee	180 000	Brut
	Peipusmaränen	Rußland	9 450	
	Maränen	Angerburg	3 000	Jährlinge
1912	Maränen	Angerburg	2 050	Jährlinge
1914	Maränen	Angerburg	3 000	Jährlinge
1921	Blaufelchen		69 000	Brut
1922	Blaufelchen		40 000	Brut
1925	Maränen	Angerburg	4 000	Jährlinge
1927	Maränen	Angerburg	1 300	Jährlinge
	Maränen	Angerburg	50 000	Brut
1929	Peipusmaränen		10 000	Brut
	Maränen	Angerburg	2 500	Jährlinge
1930	Maränen	Angerburg	733	Jährlinge
1931	Maränen	Angerburg	7 000	Jährlinge
1932	Peipusmaränen		20 000	Brut
	Maränen	Angerburg	500	Jährlinge
1933	Maränen	Angerburg	12 450	Jährlinge
1935	Maränen	Angerburg	9 500	Jährlinge
1936	Maränen	Angerburg	3 300	Jährlinge
1937	Maränen	Angerburg	1 363	Jährlinge
1939	Maränen	Angerburg	900	Jährlinge
	Maränen	Angerburg	180 000	Brut
	Maränen	Angerburg	14 700	Brut
1940	Maränen	Angerburg	80 000	Brut
	Maränen	Angerburg	11 300	Jährlinge
1941	Maränen	Angerburg	2 200	Jährlinge
1944	Maränen	Angerburg	3 000	Jährlinge
1946	Maränen		7 000	Jährlinge
1947	Renken		300	Jährlinge
	Renken		650 000	Brut
1948	Maränen		100 000	Brut
	Maränen		1 300	Jährlinge

Jahr	Art	Herkommen	Anzahl	Alter
1949	Maränen		150 000	Brut
1950	Maränen		5 800	Jährlinge
1951	Maränen		850	Jährlinge
	Maränen		150 000	Brut
1954	Renken		5 000	Jährlinge
1955	Renken		6 000	Jährlinge
	Renken		100 000	Brut
	Maränen		4 300	Jährlinge
1956	Renken		28 000	Jährlinge
1957	Renken		21 600	Jährlinge
1958	Renken		70 000	Jährlinge
1959	Renken		18 000	Jährlinge
1960	Renken		40 000	Jährlinge
1961	Renken		57 500	Jährlinge
1962	Felchen	Maria Laach	355 000	Brut
	Blaufelchen	Bodensee	300 000	Brut
	Renken	Nußberg*)	110 000	Jährlinge
1963	Renken	Nußberg	45 000	Jährlinge
	Renken		2 000 000	Brut
1964	Renken	Maria Laach	2 000 000	Brut
	Renken	Nußberg	150 000	Jährlinge
1965	Renken	Nußberg	95 000	Brut (vorgestreckt)
	Renken	Nußberg	15 000	Jährlinge
1966	Renken	Nußberg	46 000	Jährlinge
1967	Renken	Nußberg	101 000	Jährlinge
1968	Renken	Nußberg	145 000	Jährlinge
1969	Renken	Nußberg	150 000	Jährlinge
1970	Felchen	Maria Laach	3 000 000	Brut
	Renken	Nußberg	43 000	Jährlinge
1971	Renken	Nußberg	116 000	Jährlinge

Eine ziemlich häufig eingesetzte, alpenfremde Coregonenform ist die Peipusmaräne. Der Fischereibiologe H o f e r soll sie 1905 auf einer Fischereiausstellung in St. Petersburg kennengelernt und ihres schnellen Wachstums wegen den Besatz empfohlen haben. Mit Kriegsausbruch 1914 wurde die Einfuhr russischer Maräneneier unterbunden. Kurzfristig wurden Eier aus Estland beschafft, dann aber setzte sich die deutsche Maräne durch, deren Eier aus Angerburg (Ostpreußen) kamen. Diese Maräneneier wurden wie zuvor die Eier der Peipusmaräne in der Brutanstalt des Landesfischereiverbandes Bayern e. V. in Starnberg erbrütet. Die Brut wurde in kleinen Seen westlich von Bernried vorgestreckt. Die Jährlinge konnten im Herbst auf Anforderung in die einzelnen Seen eingesetzt werden.

*) Seit 1962 wird die Brutanstalt Nußberg/Bernried durch die Genossenschaft mit seeigenem Laich beschickt.

2. Das disproportionale Körperwachstum

Die Betrachtung einer Stichprobe führt nicht zu vollkommen gesicherten Erkenntnissen über die Grundgesamtheit. Die statistische Erfahrung lehrt aber, daß die Untersuchung einer zahlenmäßig großen Stichprobe zu ähnlichen Ergebnissen führt, wie sie sich aus der Betrachtung der Grundgesamtheit ergeben. Bei der Aussage über bestimmte Merkmale bezieht man sich in der Regel auf eine Grundgesamtheit von gewisser Größe und Beschaffenheit. Die Genauigkeit der Merkmalsbestimmung ist von der Größe der untersuchten Stichprobe und deren Varianz abhängig. Bei Aussagen über eine Renkenpopulation liegt eine Grundgesamtheit vor, die zum einen in ihrer Größe nicht exakt bestimmt werden kann und zum anderen durch den Einfluß des Wachstums von nicht einheitlicher Beschaffenheit ist. Die Beurteilung einer Renkenpopulation anhand von Körperproportionen über einen bestimmten Zeitraum hinweg ist nur unter der Voraussetzung statthaft, daß sich für die einzelnen Körperteile proportionales Wachstum nachweisen läßt. Betrachtet man beispielsweise die Körperproportion Augendurchmesser : Lt. (S. 42) so fällt auf, daß mit zunehmender Vergrößerung von Lt in den Monaten August bis Oktober der relative Augendurchmesser kleiner wird. Dies legt die Vermutung nahe, daß das Wachstum der Fische disproportional verläuft.

Im Rahmen seiner biometrischen Arbeiten weist Wagler wiederholt auf die Problematik des disproportionalen Wachstums hin. „Wahrscheinlich hat nämlich die Körperlänge einen Einfluß auf das Ergebnis. Es ist ja schon seit langem bekannt, daß der Kopf beim Fisch disproportional wächst, er bleibt im Wachstum hinter dem Körper zurück ..." (1937a, 393). An anderer Stelle sagt er, „ ..., daß mit zunehmender Größe der Durchmesser des Auges relativ kleiner wird ... Auch bei den Felchen haben dann die großen Exemplare kleineres, die kleineren größeres Auge. Der systematische Wert des Merkmals wird, wie gesagt, damit etwas beeinträchtigt" (1937a, 401). „Gleichmäßig große Fische würden sicherlich eine geringere Streuung und besser übereinstimmende Mittelwerte bringen" (1941, 387). Obwohl ihm das disproportionale Wachstum bekannt ist, verwendet Wagler die Werte mit dem Hinweis, daß die 4 Arten „im allgemeinen" sehr unterschiedlich abwachsen und so die vermessenen Fische „mehr oder weniger stark in der Größe differieren". Er legt damit besonderen Wert auf die Wachstumsverhältnisse, ein Merkmal, von dem auf Grund der Eutrophierungserscheinungen bekannt ist, daß es in starkem Maße von der Umwelt variiert wird. In der Tatsache, daß das disproportionale Wachstum innerhalb der biometrischen Analysen zu wenig Beachtung gefunden hat, ist u. U. mit ein Grund dafür zu sehen, daß sich die Coregonenforscher bei den ohnehin geringen Abweichungen und sich überschneidenden Werten einer derartigen Vielzahl unterschiedlicher Auffassungen gegenübersehen.

Für den Nachweis des disproportionalen Wachstums der Coregonen wurde eine Aufteilung der Stichprobe in verschiedene Längenklassen vorgenommen. Damit konnten die Wachstumsverhältnisse der einzelnen Körper-

teile zueinander innerhalb der Vergrößerung der Gesamtlänge (Lt) sichtbar gemacht werden.

Tab. 17: Das Wachstum einzelner Körperteile (Mittelwerte) in Abhängigkeit von der Gesamtlänge (Lt) der Renken

Längenklasse Lt [cm]	29	31	33	35	37	39
M Lc	23,7	25,4	26,9	28,7	30,4	32,1
Lc : Lt %	81,7	81,9	81,5	82,0	82,1	82,3
M Stiel	1,82	2,08	2,16	2,17	2,20	2,26
Stiel : Lt %	6,27	6,70	6,54	6,20	5,94	5,79
M Kopf	4,64	5,05	5,30	5,55	5,87	6,12
Kopf : Lt %	16,0	16,2	16,0	15,8	15,8	15,6
M Auge	1,05	1,12	1,18	1,19	1,24	1,23
Auge : Lt %	3,62	3,61	3,57	3,40	3,35	3,15
Auge : Kopf %	22,5	22,5	22,3	21,3	21,1	20,1

Die Ermittlung der Werte erfolgte aus den Monatsprotokollen im Anhang. Beispiel: Für die Längenklasse 29 cm Lt wurden alle Fische zwischen 28,5 und 29,4 cm Lt herausgezogen und dazu die Mittelwerte des jeweiligen Körpermerkmals bestimmt. Anschließend wurden die Mittelwerte zu den einzelnen Längenklassen ins Verhältnis gesetzt. Man erkennt, daß sich die Körperproportionen im Laufe eines Fischlebens ändern. Je nach Gesamtlänge des Ausgangsmaterials ist es möglich, den Wert beispielsweise für den Augendurchmesser : Lt mit 3,6 oder 3,2 anzugeben. Damit Untersuchungen unter den Bedingungen des disproportionalen Wachstums zu sinnvollen Ergebnissen führen, ist von biometrischen Werten auszugehen, die nur in Verbindung mit der Auswertung einer einzigen Längenklasse ermittelt wurden. Vergleiche mit Coregonenpopulationen anderer Seen können nur dann in artensystematischer Hinsicht vergleichbare Werte liefern, wenn auch von diesen Seen Untersuchungsmaterial derselben Längenklasse vorliegt.

Eine weitere Möglichkeit zum Erhalt vergleichbarer Aussagen ergibt sich bei der Auswertung einer Stichprobe unter Berücksichtigung der Längenklassensymmetrie. Hierzu wurde aus den Monatsprotokollen die Längenklassenmitte der gesamten Stichprobe mit 34,0 cm ermittelt. Die Forderung nach Längenklassensymmetrie bedeutet, daß im vorliegenden Fall von der Längenklassenmitte 34,0 ausgehend, jeweils gleichviele Exemplare der Klassen 32,0 und 36,0, 30,0 und 38,0 sowie 28,0 und 40,0 zur Untersuchung gelangen sollen. In der nachstehenden Tabelle wurde die Stichprobe von 487 Exemplaren daraufhin untersucht.

Die Tabelle zeigt, daß die einzelnen Längenklassen recht einheitlich in der gewünschten Form in die Untersuchung eingegangen sind. Damit beziehen sich die Ergebnisse der biometrischen Untersuchung auf Fische einer durchschnittlichen Gesamtlänge von 34,0 cm.

Tab. 18: Anzahl untersuchter Fische in den einzelnen Längenklassen (Längenklassensymmetrie)

n	Längenklassen in [cm]		n
241 <	34,0		< 246
120 <	32,0	36,0	< 130
51 <	30,0	38,0	< 32
8 <	28,0	40,0	< 10

III. Bewirtschaftung des Coregonenbestandes

Schwankungen der Renkenfangerträge sind Eigentümlichkeit der meisten coregonenbewirtschafteten Seen (vgl. S. 17 ff.). Ein mittleres Ertragsniveau kann innerhalb weniger Jahre beträchtliche Schwankungen aufweisen. Von 1956 an lagen die Ertragsschwankungen am Starnberger See zwischen 1,02 und 12,72 kg/ha. Ist ein Jahrgang zahlenmäßig stark, wird der Ertrag von 3 Fangperioden*) positiv beeinflußt. Mit der bis 1972 verwendeten Maschenweite der Renkennetze von 40 mm begann am Starnberger See die Befischung eines Jahrgangs schon während die Fische noch der Altersklasse I+ angehörten**). In der darauffolgenden Fangperiode stellte der Jahrgang nunmehr als Altersklasse II+ den größten Anteil am Renkenfangertrag. Auch im nächsten Jahr konnte der gleiche Jahrgang als Altersklasse III+ noch bis Mai/Juni dominant am Fange beteiligt sein. Resultierende hohe Fangerträge sind damit Folge eines individuenreichen Jungfischaufkommens der Vorjahre. Die Höhe der Erträge ist an den entsprechenden Jahrgang gebunden, wobei wegen der geschilderten dreiteiligen Wirkung oder dem Ineinandergreifen mehrerer guter oder mittlerer Jahrgänge die Ursache, die den Ertrag einer bestimmten Fangperiode festlegt, nicht immer leicht zu erkennen ist. Vor dem Einsetzen der Eutrophierungsvorgänge waren die Bestandsverhältnisse wegen der erweiterten Altersklassenzusammensetzung für einen gewissen Ausgleich der Erträge günstiger, so daß krasse Schwankungen wie etwa in der Zeit nach 1956 ausblieben.

Die Einflüsse, die über die Größenordnung des Aufkommens eines Jahrgangs entscheiden und damit die Erträge festlegen, sind im einzelnen weitgehend unerforscht. Exakte Vorstellungen, ob beim Aufkommen eines guten Jahrgangs die Vernichtungsziffer für die Eier, die Brut oder für beides klein war, fehlen. Man kann nur mutmaßen, daß eine Reihe von Faktoren, etwa wasserchemischer, biozönotischer und witterungsbedingter Art, die

*) Fangperiode: 1. Januar bis Oktober des jeweiligen Jahres.

**) Die 1972 erfolgte Umstellung auf eine Maschenweite von 42 mm sollte die Schonung der Altersklasse I+ und damit verbunden mindestens einmaliges Ablaichen der Fische bewirken. Von den 1971 festgestellten Wachstumsverhältnissen ausgehend, kann rein rechnerisch (vgl. S. 57) auf Schonung der Altersklasse I+ geschlossen werden. Inwieweit diese in der Praxis erfolgt, wird erst mit dem zukünftigen Aufkommen einer zahlenmäßig starken Altersklasse I+ zu überprüfen sein.

biologischen Abläufe beeinflussen. Es ist nicht unbedingt anzunehmen, daß die Anzahl der Laichfische und damit die Menge der im See abgelegten Eier auf den Ertrag direkt einwirkt, da aus den Statistiken hervorgeht, daß zahlenmäßig schwache Populationen mit geringer Zahl von Laichfischen außerordentlich starke Jahrgänge hervorzubringen vermögen. Die Vermutung, daß die Möglichkeit der Eivernichtung in den Tiefenzonen der Seen u. U. mit zu geringer Sauerstoffkonzentration in Zusammenhang stünde, hervorgerufen durch das mögliche Ausbleiben oder die Unvollständigkeit frühwinterlicher Zirkulationsvorgänge, ist nicht von der Hand zu weisen. Vieles deutet darauf hin, daß Coregonenlarven im Brütlingsstadium infolge ungenügender Planktonkonzentrationen, die durch anhaltend kalte und windige Frühjahrswitterung bedingt sind, zugrundegehen. Auch die steigenden Anzahlen des Wassergeflügels, das am Starnberger See während der Laichzeit der Renken bevorzugt deren Laichplätze in der Uferzone aufsucht, und die mögliche Vergrößerung des Ruttenbestandes *(Lota lota)* auf Grund der nicht mehr ausgeübten Legangelfischerei, können Gründe der Bestandsdezimierung sein.

Von den schwankenden Ertragslagen der einzelnen Jahre ausgehend, kann das Ziel der fischereilichen Seenbewirtschaftung nur sein, durch Eliminierung schlechter Fangerträge für Ausgleich der Ertragsschwankungen zu sorgen. Die seit Mitte der 50er Jahre verstärkten Schwankungsbreiten am Starnberger See werden derzeit neuerlich durch einen abnorm geringen Fangertrag bestätigt. Gegenüber den sehr guten Jahren 1969 bis 1971 erbrachte 1972 mit 4,37 kg/ha ein sehr unbefriedigendes Ergebnis. Ab März 1973 wurde die Renkenfischerei vom Großteil der Fischer bis auf weiteres eingestellt, weil der Fangerfolg dem nötigen wirtschaftlichen Aufwand an Arbeit und Materialeinsatz nicht mehr entsprach. Ob das Heranwachsen der neuen Altersklasse I+ dazu führt, diesen letzten absoluten Tiefpunkt seit Bestehen der Statistik wenigstens einigermaßen auszugleichen, bleibt abzuwarten; vor allem auch deshalb, weil es noch nicht als gesichert angesehen werden kann, daß bei Verwendung einer Maschenweite von 42 mm diese Altersklasse überhaupt erfolgreich zu befischen ist.

Die wichtigsten Ursachen, die zur Bedrohung von Coregonenbeständen im Voralpengebiet führen sind:

1. die zu hohe Befischungsintensität,
2. die Gefährdung der Fortpflanzungsprodukte von der Eiablage an bis zur Überwindung der Schwierigkeiten bei der ersten Futteraufnahme. — Es kann davon ausgegangen werden, daß die Brütlinge mit Erreichen einer Länge von ca. 25 mm den Hauptgefahren ihrer Entwicklung zum fangfertigen Fisch enthoben sind (Einsele 1941b, Kriegsmann 1968, 1970).

Demgegenüber bieten sich Maßnahmen von seiten der Wissenschaft an, die die Bestände im Zustand hoher Ertragsfähigkeit halten sollen:

1. eine Regelung der Befischungsintensität, die die Erhaltung eines angemessenen Laichfischbestandes und damit die Voraussetzung für ausreichende natürliche Vermehrung garantiert.

2. künstliche Fördermaßnahmen, die dazu beitragen sollen, die hohen Vernichtungsziffern mancher Jahre zu überbrücken.

Voraussetzung für die Festlegung von Maschenweiten unter Berücksichtigung biologischer Gegebenheiten, ist die Kenntnis der Wachstumsverhältnisse einer Population. Am Starnberger See ist die Maschenweite von 42 mm der für den Renkenfang verwendeten Stellnetze offensichtlich zu eng an das Wachstum der Fische angepaßt. Es ist unter diesen Umständen lediglich die Schonung eines Bestandes gewährleistet, dessen Körperumfang 16,8 cm nicht übersteigt. Aus den ermittelten Körperumfangs-Werten (Tab. 10, S. 55 f.) geht hervor, daß unter den gegebenen Voraussetzungen lediglich eine Schonung der Altersklasse I+ zu erwarten ist, und zwar unter der Bedingung, daß sich die für 1971 gefundenen Wachstumsverhältnisse nicht wesentlich ändern. Damit ist die Forderung erfüllt, die Fische mindestens einmal im Leben ablaichen zu lassen, sofern man davon ausgehen kann, daß alle Fische dieser Altersklasse laichreif werden.

Mit Verringerung der Befischungsintensität etwa durch Erhöhung der Maschenweiten oder Verkleinerung der Netzfläche pro Fangperiode möchte man darüberhinaus die Altersklassenzusammensetzung wieder zugunsten älterer Jahrgänge verschieben, da nur von älteren Jahrgängen vollwertige Laichprodukte zu erwarten sind. Aus den Erfahrungen, die man in den Brutanstalten bei der Erbrütung von Eiern der Altersklasse I+ im Gegensatz zu den Laichprodukten älterer Jahrgänge gewonnen hat, darf vollwertigen Eiern bessere Widerstandskraft gegenüber möglicher Verschlechterung der Verhältnisse im Profundal im Zuge zunehmender Eutrophierung zugetraut werden. Für vitalere Brütlinge dürften sich die Überlebenschancen bei ungünstigen Witterungsbedingungen nach dem Dottersackstadium beträchtlich erhöhen. Derzeit ist, bei dem hohen Fangkoeffizient der Perlondrahtnetze in Verbindung mit dem Einsatz zu geringer Maschenweiten. die Befischungsintensität so hoch, daß es zu starken Fluktuationen unter den Laichfischen der Altersklasse II+ kommt. Als Mindestforderung ergibt sich daher, die Maschenweite so zu bemessen, daß eine Schonung der Altersklasse II+ zumindest in größerem Umfange als bisher im Untersuchungszeitraum üblich gewährleistet ist. Bei vollständiger Schonung der Altersklasse II+ ist von den vorliegenden Werten ausgehend, ein Körperumfang von 20,8 cm anzusetzen. Dieser bedingt eine Maschenweite von 52,0 mm. Unter den angetroffenen Wachstumsverhältnissen erfolgt vollständige Schonung der Altersklasse II+ erst bei Umstellung auf dieses Maschenweitenmaß. Die Anpassung der Maschenweite an die biologischen Verhältnisse im Gegensatz zur Ausübung der Renkenfischerei mit 42er Netzen zeigt, wie weit man derzeit hinsichtlich der Fangtechnik vom Zustand optimaler Befischung entfernt ist. Bei realistischer Einschätzung der am See gegebenen Möglichkeiten und auch in bezug auf die Anpassung an die Verhältnisse des Marktes, wird eine sukzessive Erhöhung auf 46 bis 48 mm für möglich gehalten. Mit dieser Maßnahme schafft man sich neben einer Verbesserung der Bestandsverhältnisse den Vorteil, eine Periode schnellen Wachstums, in der die Fische ihr Gewicht auf das Doppelte ver-

größern, wirtschaftlich zu nutzen. Im Anschluß an die Eiablage der Altersklasse II+ kann dann der Jahrgang intensiver befischt werden, um Platz für die nachfolgende Generation zu schaffen. Sollte sich eine derartige Maßnahme nicht verwirklichen lassen, besteht die Möglichkeit, durch Verringerung der Netzfläche während der Fangperiode, beispielsweise durch Verminderung der zulässigen Netzzahl und dem Einschieben sog. Seefeiertage, zur Schonung der Bestände beizutragen. Auch sollten dem Bestand längere Erholungspausen eingeräumt werden, indem die Fangzeiten vor und nach der Laichzeit einzuschränken sind.

Chiemsee und Laacher See werden wegen ihrer gleichmäßig guten Ertragslage gern als Beispiel dafür herangezogen, daß die Maschenweiten dieser Seen, obwohl sie auch nur 40 mm betragen, ausreichen, die Bestände hinlänglich zu schonen. Untersuchungen der Renkenpopulationen des Chiemsees (März 1973) und des Laacher Sees (Dezember 1972) werden nachstehend mitgeteilt.

Tab. 19: Altersklassenzusammensetzung und Wachstum der Coregonen des Chiemsees und des Laacher Sees

1. **Chiemsee:** n = 175

Altersklasse	Gesamtlänge	Vollgewicht	Körperumfang
III+ : 4 %	33,3 (31,0—36,2)	300 (240—375)	17,2 (16,6—18,2)
IV+ : 22 %	33,9 (31,0—36,8)	315 (240—385)	17,3 (16,0—18,8)
V+ : 70 %	34,0 (31,2—37,4)	327 (240—435)	17,4 (16,2—19,2)
VI+ : 4 %	34,8 (33,1—37,3)	343 (270—410)	17,5 (16,0—18,8)

2. **Laacher See:** n = 103

II+ : 10 %	31,4 (29,8—33,5)	237 (210—260)	
III+ : 70 %	33,3 (30,1—36,0)	337 (210—420)	
IV+ : 20 %	35,3 (33,3—38,2)	454 (425—510)	

Ein Vergleich zeigt, daß die Wachstumskurve der beiden Renkenpopulationen wesentlich flacher verlaufen als die der Starnberger See-Renken. Dies hat dazu geführt, daß die Befischung der beiden Seen mit etwa gleicher Maschenweite wie am Starnberger See die Ausbildung wahrscheinlich sehr günstiger Altersklassenzusammensetzungen bewirkt hat. Sicherlich ist hierin mit ein Grund für die unterschiedlichen Ertragssituationen der beiden Seen im Gegensatz zum Starnberger See zu sehen. Berücksichtigt man zusätzlich die aufgezeigte Befischungsintensität (Tab. 13, S. 59), so zeigt sich darüberhinaus, daß die Chiemseefischer wesentlich schonender mit ihren Beständen umgehen.

Die Beispiele zeigen die Notwendigkeit, daß sich eine Beurteilung der Bewirtschaftungsweise einer Coregonenpopulation hinsichtlich des Fangmitteleinsatzes in erster Linie nach den Wachstumsverhältnissen der Fische zu richten hat. Wegen der Unterschiedlichkeit der Ernährungsbedingungen und u. U. auch genetischen Voraussetzungen für die Renkenpopulation, die in den einzelnen Seen vorliegen, geben nur Untersuchungen über längere

Zeiträume hinweg über geeignete Maßnahmen für die Erhaltung einer Coregonenpopulation im Zustand hoher Ertragsfähigkeit Aufschluß. „Erst die durch viele Jahre gleichartig fortgeführte Bestandsüberwachung kann das Problem der optimalen Befischung seiner Lösung näher bringen" (Bückmann 1964, 14).

Die Befunde über den Trophiezustand des Starnberger Sees und der eingeleiteten Sanierungsmaßnahmen, lassen unter Berücksichtigung der hydrographischen Gegebenheiten vermuten, daß die Phosphatwerte sich voraussichtlich nicht rasch im wünschenswerten Umfang vermindern. Es besteht damit die Möglichkeit, daß es vor allem unter ungünstigen Witterungsbedingungen zum weiteren Absinken der Sauerstoffwerte vor allem im bodennahen Bereich kommt. Die Funktionstüchtigkeit der Laichplätze ist damit besonders in den Tiefenzonen des Sees in Frage gestellt. Mit hoher Wahrscheinlichkeit würde dann die Vernichtungsziffer der gegen Sauerstoffmangel empfindlichen Renkeneier ansteigen, vor allem auch deshalb, weil es sich bei einem Großteil um Eier der Altersklasse I+ handelt, von denen noch weniger Widerstandskraft gegenüber dem Einfluß schädigender Faktoren erwartet werden kann. Bei Ausfall natürlicher Fortpflanzungsbedingungen kann die Leistung von Brutanstalten, deren Kapazitäten dabei stets im Verhältnis zur Seegröße gesehen werden müssen, allein nicht ausreichen, für gute Erträge die Grundlage abzugeben. Kriegsmann 1967*) berichtet, daß sich am Bodensee vor der Eutrophierung in jedem Jahr etwa 3,7 Milliarden Blaufelcheneier „normaler Größe" auf dem Seegrund befanden. Zu dieser Zeit lag der Ertrag durchschnittlich bei 250 000 kg. Demgegenüber betrug der Einsatz an Brütlingen 32 Millionen pro Jahr, was nicht einmal 1 % der Eizahl im See entsprach. Mit künstlicher Erbrütung müßte demnach die Lebenschance für den Brütling verhundertfacht werden, um unter den Verhältnissen vor der Eutrophierung gleiches Ertragsniveau zu erreichen. Nümann (1967) konnte zeigen, daß durch die Kalterbrütung der Faktor 100 verbessert wird. „Die dann noch bleibende Spanne zum Erreichen produktionswirksamer Förderungsmaßnahmen in der Größenordnung von 5—10 kg/ha kann aller Wahrscheinlichkeit nach nicht durch Steigerung der Bruteinsatzzahlen, sondern nur durch massenhaftes Aufziehen von Jungfischen überbrückt werden" (Kriegsmann 1967, 4). Es ergibt sich damit, daß ein weiterer Ausbau von Brutanstalten und die Entwicklung technischer Konzeptionen für arbeitsextensive Massenaufzucht von Renkenlarven dann für die Renkenfischerei existenznotwendig wird, wenn erste Schäden bei der Eientwicklung nachweisbar sind.

Die Fischereigenossenschaft Würmsee betreibt seit Dezember 1970 in Tutzing am Westufer des Starnberger Sees ein Bruthaus, in dem die Erbrütung seeigenen Laichs mit Seewasser durchgeführt wird. Der Großteil der Brut wird im Dottersackstadium in der Zeit von Mitte Februar bis Mitte März ausgesetzt. Einen geringen Teil versucht man mit Plankton vorzu-

*) „Oberseefischerei und Seezustand". — Vortrag anläßlich der internationalen Bevollmächtigten-Konferenz 1967 — unveröffentlicht.

strecken. Ertragssteigernde Erfolge daraus sind auch wegen des nicht zielbewußten Einsatzes der wenigen freiwilligen Mitarbeiter einstweilen nicht zu erkennen. In erster Linie hat sich allerdings die Unwirksamkeit der „Warmerbrütung" erwiesen (Nümann 1937, Elster 1944).

Bei Umstellung auf Kalterbrütung könnte das Aussetzen der Fische bis zu zwei Monaten später erfolgen, so daß sich wegen der vorgerückten Jahreszeit und der damit verbesserten Schichtung von Temperatur und Plankton die Überlebenschancen vergrößerten. Dies spielt besonders im Hinblick auf die klimatischen Voraussetzungen des Sees eine Rolle. Höhenlage und Gebirgsnähe setzen ihn besonders Wind- und Temperatureinflüssen aus, so daß beispielsweise erst Anfang Mai 1972 äußere Bedingungen vorlagen, die für das Stadium des Fressenlernens der Jungfische als günstig erachtet werden.

Gerade wegen der oft langanhaltenden rauhen Witterungsbedingungen im Frühjahr empfiehlt sich die Intensivierung des Vorstreckens von Brütlingen, wobei Schwierigkeiten darin bestehen, entweder Planung und Bau eines automatischen Planktonfanggerätes zu verwirklichen, oder die Fischer zu regelmäßigen Arbeitsleistungen für die Bereitstellung größerer Planktonmengen zu verpflichten.

G. Zusammenfassung der Ergebnisse

I. Trophiezustand

1. Ausgehend von den Untersuchungen in der Zeit von Dezember 1970 bis Mai 1972 zeigten die Sauerstoffverhältnisse des Starnberger Sees:

a) die Möglichkeit assimilationsbedingter Sauerstoffübersättigung im Epilimnion (142 %)

b) metalimnische Minima (6,3 mg O_2/l in 16 m Wassertiefe)

c) Sättigungswerte im mittleren Hypolimnion — dem Sauerstoffspeicher eines tiefen Sees — von 74 bzw. 85 %

d) über Grund mit 1,7—2,0 mg O_2/l die bisher für den Starnberger See niedrigsten Sauerstoffwerte überhaupt (November 1971). Wegen methodischer Schwierigkeiten wurden die wahrscheinlich noch schlechteren Verhältnisse an der Sediment-Wasser-Kontaktzone nicht erfaßt. Es wird angenommen, daß im letzten Abschnitt der Sommerstagnation am Seeboden in der Tiefenrinne des Sees reduktive Verhältnisse angetroffen werden können.

e) Sauerstoffsättigungswerte von 87 % (April 1971) und 75 % (Mai 1972) vor Beginn der Sommerstagnation

2. Erhebungen der Witterungsdaten während der Untersuchungszeit schufen die Möglichkeit, Sauerstoff- und Temperaturverhältnisse des Sees in Zusammenhang mit der Großwetterlage zu sehen.

3. Es wird als gesichert erachtet, daß sich ausgehend von den Untersuchungen Nähers (1963) der Phosphatspiegel erhöht hat. Auf die Be-

deutung dieser Tatsache im Hinblick auf die besonderen hydrographischen Verhältnisse wurde hingewiesen.

4. Als Indizien der fortgeschrittenen Eutrophierung wurden neben dem Fischwachstum Beobachtungen bezüglich Auftreten der Algenblüten und des Rohrsterbens mitgeteilt.

5. Veränderungen im Trophiezustand innerhalb der letzten 20 Jahre zahlenmäßig nachzuweisen, war nicht möglich. Die Voraussetzung ist wegen der Unvollständigkeit früherer Analysen nicht gegeben.

6. Die eingeleiteten Sanierungsmaßnahmen wurden geschildert.

II. Die Coregonenpopulation

1. Die Zahl verkrüppelter Exemplare lag bei 1 %.

2. Es konnte nur schwache Parasitierung nachgewiesen werden. Triaenophorus crassus fehlte ganz.

3. Der Beginn der Laichzeit fiel etwa in die erste Dezemberhälfte und war nicht unbedingt von der Wassertemperatur 7,0° C abhängig.

4. Beim Laichgeschäft wurden keine Laichplätze bevorzugt aufgesucht. Laichreife Fische konnten sowohl in der Ufer- als auch in der Freiwasserzone angetroffen werden.

5. Das Verhältnis der Geschlechter lag etwa bei 1:1.

6. Der Eidurchmesser frisch befruchteter Eier betrug bei Eiern der Altersklasse I+ im Mittel 1,95 mm, bei solchen der Altersklasse II+ 2,20 mm.

7. Als Eigewicht wurde im Durchschnitt 6,3 mg ermittelt.

8. Die Bestimmung der Eizahl/l ergab ca. 100 000.

9. Das Schlüpfen lebensfähiger Larven begann bei 231 Tagesgraden; es war bei 386 Tagesgraden beendet.

10. Längenmessung eben geschlüpfter Larven erbrachten im Mittel 9,0 mm für Larven der Altersklasse I+ und 10,5 mm für die Altersklasse II+.

11. Die Auswertung von Vorversuchen hinsichtlich der Funktionstüchtigkeit der Laichplätze innerhalb unterschiedlicher Tiefenzonen zeigte, daß vorläufig noch in allen Tiefen eine Eientwicklung stattfindet, die das Schlüpfen lebensfähiger Larven ermöglicht. Die Verluste infolge Absterbens der Eier waren allerdings enorm hoch.

12. Die statistische Auswertung der biometrischen Analyse erbrachte für 6 der 7 taxionomisch wichtigen Körpermerkmale Normalverteilungen der Werte. Es konnte damit auf eine einheitliche Coregonenpopulation geschlossen werden, wobei das Vorhandensein mehrerer nebeneinander vorkommender Arten von seiten der statistischen Aussage her nicht mit Sicherheit auszuschließen ist. Auffallend waren große Variationsbreiten. Auf das disproportionale Wachstum im Hinblick auf die Auswertung der Stichprobe wurde gesondert eingegangen.

III. Bewirtschaftung des Coregonenbestandes

1. Die Renkenfischerei zeigte in den Jahren von 1920 bis 1971 Ertragsschwankungen, die zwischen 0,87 (1927) und 12,72 kg/ha (1966) liegen.

2. Der Gesamtfangertrag einer Fangperiode beruhte in der Hauptsache auf der Befischung der Altersklasse II+, wobei auch schon I+ Fische zum Fang gelangten.

3. Die Altersklassenzusammensetzung bestand im wesentlichen aus Altersklassen bis III+. Fische der Altersklasse IV+ kamen praktisch nicht mehr vor.

4. Das Wachstum der Renken innerhalb einer Altersklasse war außerordentlichen Schwankungen unterworfen. Der Vergleich von Vorwüchsern und Langsamwüchsern zeigte Unterschiede, die ergaben, daß Vorwüchser am Ende des dritten Jahres (II+) fast doppelt so schwer sind wie gleichaltrige langsamwüchsige Artgenossen. Ob die Gründe hierfür genetisch bedingt sind oder durch Umwelteinflüsse bestimmt werden, ist unerforscht.

5. Der Korpulenzfaktor der Renken lag bei durchschnittlich 0,85. Er wurde mit den Werten für die Renken des Laacher Sees verglichen.

6. Vergleiche der Befischungsintensität am Starnberger See mit Ammersee und Chiemsee zeigten vergleichsweise hohe Werte für den Starnberger See.

7. Die für den Renkenfang verwendeten Fanggeräte wurden beschrieben.

8. Durch Messung der Körperumfänge wurde versucht, eine Anpassung der Maschenweiten verwendeter Stellnetze an die gegebenen biologischen Voraussetzungen zu erreichen. Dabei zeigte sich, daß die Maschenweite von 42 mm zu eng an das Wachstum der Renken angepaßt ist. Es wurde eine sukzessive Erhöhung auf 46—48 mm empfohlen. Aus Vergleichen der Wachstumsverhältnisse des Starnberger Sees mit Chiemsee und Laacher See ging hervor, daß sich eine Beurteilung der Bewirtschaftungsweise einer Coregonenpopulation hinsichtlich des Fangmitteleinsatzes in erster Linie nach den Wachstumsverhältnissen der Fische zu richten hat.

9. Auf die eutrophierungsbedingte Notwendigkeit der Intensivierung künstlicher Nachzucht in Brutanstalten wurde hingewiesen. Auch wurde wegen möglicherweise langanhaltenden rauhen Witterungsbedingungen im Frühjahr auf die Entwicklung von Methoden für erfolgreiches Vorstrecken der Brut eingegangen.

H. Verzeichnis zitierter und der Arbeit zugrundeliegender Literatur

Anonymus (1970): Neues vom Würmsee. — AFZ **95**, 827.

Amann, E. / Steinmann, P. (1948): Die Verbesserungen der Methoden in der Felchenzucht. — In: Kommission zur Erforschung fischereiwissenschaftlicher Fragen, Sonderbericht 1, Buchdruckerei Walter Kunz, Pfäffikon Zürich.

Bayerisches Staatsministerium des Innern (1971): Seenreinhaltung in Bayern, 32 Seiten.

Bernhardt, H. (1969): Die Auswirkungen der Eutrophierung auf die Trinkwassergewinnung aus Talsperren. — Städtehygiene **7**, 161—166.

Bloch, M. E. (1779): Ökonomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands, Berlin.

v. Brandt, A. (1940): Netzkonservierung und Fängigkeit. — AFZ **65**, 185—187.

— — (1948): Netzweichheit und Netzhärte. — Arch. Fisch. **1**, 173—183.

— — (1952): Untersuchungen über die Fängigkeit von Stellnetzen unter Berücksichtigung der Netzfarbe. — Arch. Fisch. **4**, 5—18.

Braum, E. (1964): Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme an Jungfischen von Blaufelchen, Weißfelchen und Hechten. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **28**, 183—244.

Bückmann, A. (1963): Das Problem der optimalen Befischung. — Arch. Fisch. **14**, Beiheft 1, 1—108.

Burkhardt, H. (1941): Die Fischwirtschaft der oberbayerischen Seen. — Diss. TH München, 211 Seiten.

Demoll, R. (1933): Was bedeutet „Greifbarkeit der Nahrung" für die Karpfenzucht? — AFZ **55**, 346—348.

— — (1958): Einwirkung des Wassers und seiner Stoffe auf den Körper. — Münchn. Beitr. z. Abw.-, Fisch- und Flußbiol. **4**, 9—17.

Deufel, J. (1956): Auswirkungen des Cestoden-Befalls bei Blaufelchen. — Arch. Fisch. **7**, 146—150.

Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung. — Weinheim 1960.

Dottrens, E. (1955): Acclimatation et hybridation de Corégones. — Rev. Suisse Zool. **62**, 101—118.

— — (1959): Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. — Rev. Suisse Zool. **66**, 1—66.

Einsele, W. (1936): Über die Beziehung des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. — Arch. Hydrobiol. **29**, 664—685.

— — (1938): Über chemische und kolloidchemische Vorgänge in Eisen-Phosphat-Systemen unter limnochemischen und limnogeologischen Gesichtspunkten. — Arch. Hydrobiol. **33**, 361—387.

— — (1941 a): Die Umsetzung von zugeführtem anorg. Phosphat im eutrophen See und ihre Rückwirkungen auf seinen Gesamthaushalt. — Zeitschrift f. Fischerei **39**, 407—488.

— — (1941 b): Fischereiwissenschaftliche Probleme in deutschen Alpenseen. — Fischerei Zeitung **44**, 295—297, 302—305.

— — (1943): Über das Wachstum der Coregonen im Voralpengebiet, insbesondere über das Verhältnis von Schuppen und Längenwachstum. — Zeitschrift f. Fischerei **41**, 23—45.

Elster, H. J. (1933): Eine Schlittendredge. — Int. Rev. **29**, 290—292.

— — (1935): Die künstliche Erbrütung bei großen Seen, vorläufige Ergebnisse und Anregungen. — Verh. des Int. Verein f. theoret. u. angewandte Limnologie **7**, 361 bis 370.

— — (1944): Über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag sowie über die Möglichkeiten einer Steigerung der Erträge, untersucht am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees. — Zeitschrift f. Fischerei **62**, 169—357.

— — (1950): Probleme der Felchenaufzucht im Bodensee. — AFZ **75**, 58—60.

— — (1953): Das biologische Gleichgewicht und die Erzielung von Höchsterträgen in der Fischerei. — AFZ **78**, 499—502.

Elster, H. J. / Nümann, W. (1961): Ist der Bodensee in Gefahr? — Die Wasserwirtschaft **51**, 261—264.

Fels, E. (1914): Der heutige Stand über die Kenntnisse der bayerischen Seen. — Mitt. d. Geogr. Gesell. Mü. **9**, 375—400.

Findegg, J. (1936): Über den Sauerstoffgehalt tiefer Seen und seine indikatorische Bedeutung für ihren Trophiezustand. — Arch. Hydrobiol. **30**, 337—344.

Florin, J. (1957): Ein Meßgerät zur einheitlichen Bestimmung von Netzmaschenweiten. — Schweiz. Fischerei Zeitung **9**, 243—244.

— — (1968/69/70/71): Berichte über die Ergebnisse von Untersuchungen an Blaufelchen-Sonderfängen aus dem Bodensee. — Mitt. d. Kantonalen Amts f. Gewässerschutz St. Gallen.

Fritsch, W. (1955): Biologisch-chemische und wasserwirtschaftliche Probleme bei der Einleitung von Abwässern in Seen. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **22**, 301—305.

— — (1971): Über den Gütezustand der Gewässer im deutschen Alpen- und Voralpengebiet. — Wasserwirtschaft **61**, 5—11.

Gebbing, J. (1901/1902): Hydrochemische Untersuchungen des Würm-, Kochel- und Walchensees. — Jber. Geogr. Ges. München **20**, 55—86.

Geßner, K. (1575): Fischbuoch, Zürych.

Grim, J. (1951 a): Kannibalismus bei Blaufelchen und seine möglichen Folgen. — Österreichs Fischerei **4**, 165—171.

— — (1951 b): Kalterbrütungsversuche mit Coregonen in der neuen Fischbrutanstalt in Bühl am Alpsee. — AFZ **76**, 13, 31—32.

— — (1955): Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **22**, 310—322.

Grote, W., Vogt, C., Hofer, B. (1909): Die Süßwasserfische von Mitteleuropa Teil I — Leipzig/Frankfurt, 578 Seiten.

Grote, A. (1934): Der Sauerstoffhaushalt der Seen. — Die Binnengewässer **14**, 1—217.

Haempel, O (1930): Fischereibiologie der Alpenseen. — Die Binnengewässer **10**, 1 bis 259.

Halbfass, W. (1923): Grundzüge der vergleichenden Seenkunde. — Berlin, 354 Seiten.

Hamm, A. (1968): Bisherige Untersuchungen an obbay. Seen im Hinblick auf die Auswirkung von Sanierungsmaßnahmen. — Wasser- und Abwasserforschung **4**, 135 bis 141.

Jahn, F. (1970): Die Renkenfischerei in bayerischen Seen. — Fischwirt **20**, 169—172.

Järvi, T. H. (1921): Die kleine Maräne (Coregonus albula L.) im Keitelsee. — Ann. Acad. Sci. fenn (A) **14**, 1—301.

— — (1928): Über die Arten und Formen der Coregonen s. str. in Finnland. — Acta Zoologica Fennica **5**.

Jens, G. (1964): Produktion — Bestand — Ertrag. — Arch. Fisch. **15**, Beiheft 1, 1—76.

Karbe, L. (1964 a): Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weiterer voralpiner Seen, ein Beitrag zu Problemen der Speziation in der Gattung Coregonus. — Zeitschrift zool. Syst. Evolutionsforschung **2**, 18—40.

— — (1964 b): Die Auswirkung der künstlichen Eutrophierung des Bodensees auf das Artgefüge seiner Coregonenpopulation. — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Kosswig-Festschrift, 83—90.

Keiz, G. (1959): Über den Temperatureinfluß auf die Erbrütung der Eier des Karpfens (Cyprinus Carpio L. Vertebrata, pisces). — Die Naturwissenschaften **46**, 499.

Kennedy, W. A. (1951): The Relationship of Fishing Effect by Gill Nets to the Interval between Lifts. — Journal of the Fish. Res. Board of Canada **8**, 264—274.

Klee, O. (1972): An Bayerns Seen sieht man klar. — Kosmos **8**, 330—335.

Klunzinger, C. B. (1884): Über die Felchenarten des Bodensees. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **37**, 172—304.

Klust, G. (1957): Untersuchungen an Fischnetzgarnen aus endlosen Polyamidfäden. — Arch. Fisch **8**, 151—175.

Kölbing, A. (1972): Der Wasserchemismus des Starnberger Sees — unter besonderer Berücksichtigung von Sauerstoff und Phosphor. — Dipl.-Arbeit TU Mü.-Weihenstephan, 44 Seiten.

Kopfmüller, A. und Scheffelt, E. (1924): Blaufelchenlaich und klimatische Faktoren. — Schr. Ver. Gesch. Bodensee **53**, 35—56.

v. Kraft, A., Nümann, W., Peters, H. (1963): Untersuchungen über die Fruchtbarkeit des Blaufelchens im Bodensee. — Schweiz. Zeitschr. f. Hydrobiol. **25**, 84—118.

Kreyszig, E. (1968): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. — Göttingen, 423 Seiten.

Kriegsmann, F. (1949): Zur Schwimmblasenfunktion und zum Vorstrecken der Brut von Coregonen, besonders von Blaufelchen und Gangfisch. — AFZ **74**, 136 bis 137.

— — (1955): Der Wechsel in der Vergesellschaftung der Fischarten des Ober- und Untersees und die Veränderung des See-Reagierens. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **22**, 397—408.

— — (1968): 75 Jahre internationale Übereinkunft für die Fischerei am Bodensee-Obersee. — Der Fischwirt **18**, 277—284.

— — (1970): Jungfischaufzucht mit Zooplankton. — Fischwirt **20**, 184—188.

Kühn, A. (1967): Grundriß der allgemeinen Zoologie. — Stuttgart, 389 Seiten.

Lampert, W. (1971): Untersuchungen zur Biologie und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **38**, 237—314.

Liebmann, H. / Hamm, A. (1972): Eutrophierung und Eutrophierungsminderung an bayerischen Seen. — gwf — Wasser/Abwasser **113**, 404—409.

v. Lukowicz, M. (1967): Renkenuntersuchungen an einigen oberbayerischen Seen im Jahre 1966. — AFZ **92**, 347—351.

Mangolt, G. (1557): Fischbuoch, Zürych. (Neudruck besorgt von Joh. Meyer. Thurg. 1903). — Beitr. vaterl. Gesch. **45**, 119—185.

Meek, A. (1916): The migration of Fish, London.

Mohr, H. (1963): Netzfarbe und Fängigkeit bei Kiemennetzen. — Arch. Fisch. **14**, 153 bis 161.

Morawa, F. (1963): Wie reagiert der Blaufelchen (Coregonus wartmanni Bloch) auf die Veränderungen im Bodensee. — AFZ **88**, 612—614.

— — (1968): Süßwasserfische. — Hannover, 171 Seiten.

Mudra, A. (1958): Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche. — Berlin, 336 Seiten.

Muus, B. J. / Dahlström, P. (1967): Süßwasserfische. — München, 224 Seiten.

Näher, W. (1963): Untersuchungen über die Radioaktivität im Wasser und Plankton des Starnberger Sees mit besonderer Berücksichtigung der Wassergüte. — Arch. Hydrobiol. **59**, 401—466.

Naumann, E. (1931): Limnologische Terminologie. — Berlin und Wien, 776 Seiten.

Nümann, W. (1937): Die Fangaussichten in der Blaufelchenfischerei des Bodensees für das Jahr 1937. — Fischerei Zeitung **40**, 217—219.

— — (1938): Kritische Bemerkungen zu Waglers Aufsatzserie über die Bewirtschaftung der Renkenseen des Voralpengebiets. — AFZ **63**, 100—104.

— — (1953): Felchenerbrütung mit künstlich abgekühltem Wasser im Umwälzverfahren. — Zeitschrift f. Fischerei **2** NF, 83—92.

— — (1957): Untersuchungen über die Berechtigung einer verstärkten Schwebsatzfischerei im Bodensee. — AFZ **82**, 403—404, 427—428.

— — (1958): Vorläufiger Bericht über das stark veränderte Wachstum der Blaufelchen im Bodensee und Versuch einer Fangprognose für das Jahr 1958. — AFZ **83**, 88 bis 91.

— — (1959): Das Wachstum der Blaufelchen und seine Berechnung bei Erfassung aller Individuen der einzelnen Jahrgänge in Abhängigkeit von der Stärke des Jahrganges, den jährlich variierenden Außenfaktoren, der Eutrophierung und den regionalen Unterschieden des Sees. — Arch. Fisch. **10**, 5—20.

— — (1961): Das Problem der Ertragssteigerung und Überfischung in der Blaufelchenfischerei am Bodensee. — Zeitschrift f. Fischerei **10** NF, 241—252.

— — (1962): Schnelleres Wachstum, größere Fangerträge, jüngere Jahrgänge und Frühreife bei den Bodenseeblaufelchen als Folge der Düngung des Sees durch Abwässer. — AFZ **87**, 114—116.

— — (1963): Die Auswirkung der Eutrophierung auf den Eintritt der Reife, auf die Eizahl und Eigröße beim Bodenseeblaufelchen. — AFZ **88**, 225—227.

— — (1964): Die Veränderung im Blaufelchenbestand und in der Blaufelchenfischerei als Folge der künstlichen Eutrophierung des Bodensees. — Verh. Internat. Verein. Limnol. **15**, 514—523.

— — (1966): Reife und Laichzeit, erblich determiniert oder von Umweltfaktoren bestimmt? — Österreichs Fischerei **19**, 3—8.

— — (1967): Ungewollte und gezielte Eingriffe in die Populationsdynamik der Blaufelchen. — Arch. Fisch. **18**, 12—24.

— — (1970): Neuere Ergebnisse in der Forschung an Blaufelchen (Coregonus wartmanni) seit der Eutrophierung des Bodensees. — Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. **21**, 1—4, 234—247.

Nüßlin, O. (1882): Beiträge zur Kenntnis der Coregonus-Arten des Bodensees und einiger anderer nahe gelegener nordalpiner Seen. — Zoll. Anz. **5**, 86—92, 106—111, 130—135, 164—169, 182—189, 207—212, 253—258, 279—282, 302—306.

Ohle, W. (1953 a): Phosphor als Initialfaktor der Gewässer-Eutrophierung. — Vom Wasser **20**, 11—23.

— — (1953 b): Der Vorgang rasanter Seenalterung in Holstein. — Naturwissenschaften **40**, 153—163.

— — (1955): Beiträge zur Produktionsbiologie der Gewässer. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **22**, 456—479.

Probst, E. (1939): Ein Beitrag zur Biologie des Bodensee-Blaufelchens. — AFZ **64**, 170—175.

v. Rapp, W. (1853): Über einige Fische des Bodensees. — Württ. naturw. Jahreshefte **9**, 33—38.

Reichenbach-Klinke, H. (1969): Fischereibiologische Untersuchungen an den Renken des Chiemsees und anderer oberbayerischer Seen. — AFZ **94**, 84—85.

Reichenbach-Negele, R. D. (1971): Untersuchungen über den Bandwurmbefall von Nutzfischen im Hinblick auf die Beeinträchtigung des Nahrungsmittels Fisch. — Berliner und Münchner Tierärztliche Wochenschrift **84**, 396—399.

Ruttner, F. (1962): Grundriß der Limnologie. — Berlin, 232 Seiten.

Schäperclaus, W. (1963): Fischereiwirtschaftslehre (Seen- und Flußwirtschaft). — in: Fischereikunde, hrg. von H. H. Wundsch, Radebeul u. Berlin, 256 Seiten.

Schleich, L. (1966): Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Körperwachstum und Wasserverunreinigung, studiert an der Süßwasserfischart Nase in Niederbayern. Diss. TH München, 69 Seiten.

Schmid, J. (1967): Die Stellung des Aales in der Fischerei Oberbayerns. — Diss. TH München, 99 Seiten.

Schneider, F. (1893): Die Fischerei im Starnberger See und die Dampfschiffahrt. — AFZ **18**, 90—91.

Seligo, A. (1926): Die Fischerei in den Flüssen, Seen und Strandgewässern Mitteleuropas. — Handbuch der Binnenfischerei **5**, 1—422.

Sernow, S. A. (1958): Allgemeine Hydrobiologie. — Berlin, 676 Seiten.

v. Staudinger (1887): Über Temperatur des Brutwassers zur künstlichen Fischzucht. — AFZ 12, 161—164.

Steinberg, R. (1961): Die Fängigkeit von Kiemennetzen für Barsch und Plötze in Abhängigkeit von den Eigenschaften des Netzmaterials, der Netzkonstruktion und der Reaktion der Fische. — Arch. Fisch **12**, 173—230.

Svärdson, G. (1949): The Coregonid problem I. — Inst. of Fish-Water Research, Drottingholm **29**, Lund, 89—101.

Thienemann, A. (1912): Die Silberfelchen des Laacher Sees. — Zool. Jahrb., Abt. Syst. **32**, 173—220.

— — (1928): Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. Ein Beitrag zur Seetypenlehre. — Die Binnengewässer **4**, 1—172.

Thomas, E. A. (1971): Dritte Reinigungsstufe und Oligotrophierung des Zürichsees. — Gas — Wasser — Abwasser **51**, 113—121.

Ule, W. (1897): Der Starnbergersee. — Geogr. Zeitung **3**.

— — (1901): Der Würmsee (Starnbergersee) in Oberbayern, eine limnologische Studie. — Wiss. Veröff. Ver. Erd., Leipzig, 1—211.

Vollenweider, R. A. (1968): Die wissenschaftlichen Grundlagen der Seen- und Fließgewässereutrophierung, unter besonderer Berücksichtigung des Phosphors und des Stickstoffs als Eutrophierungsfaktoren. — OECD Bericht DAS/CSJ/68, 27, Paris.

Wachter, H. (1959): Würm- und Ammersee — Ein hydrographischer Vergleich. — Gewässer u. Abwässer **25**, 1—91.

Wagler, E. (1927): Der Blaufelchen des Bodensees. — Int. Rev. **27**, 129—230.

— — (1930): Die Schwebrenke des Ammersees. — Arch. Hydrobiol. **21**, 455—482.

— — (1937 a): Die Systematik der Voralpencoregonen. — Int. Rev. **85**, 345—446.

— — (1937 b): Die Bewirtschaftung der Renkenseen des Voralpengebietes. — AFZ **62**, 243—246, 260—263, 278—280, 288—290, 342—346, 357—364.

— — (1938): Die Bewirtschaftung der Coregonenseen. — Int. Rev. **87**, 1—130.

— — (1939): Die bayerischen Renken- und Saiblingsfischerei im Jahre 1938. — AFZ **64**, 164—169.

— — (1941): Die Coregonen. — Handbuch der Binnenfischerei **3**, 369—501.

Weber, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. — Stuttgart, 706 Seiten.

Westenrieder (1784): Beschreibung des Wurm- oder Starenbergersees. — München, 163 Seiten.

Willer, A. (1934): Die Bewirtschaftung der Maränenseen. — Sammlung fischereirechtlicher Zeitfragen **24**, 1—18.

Zorell, F. (1954): Zur Frage des Trophiezustandes einiger oberbayerischer Seen. — Arch. Hydrobiol. **49**, 376—385.

Unveröffentlichte Aufzeichnungen:

1. der Bayerischen Verwaltung der Staatlichen Schlösser, Gärten und Seen
2. der Fischereigenossenschaft Würmsee
3. der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Alexander Kölbing, Bayer. Landesanstalt für Fischerei, 813 Starnberg, Weilheimer Straße 8a

I. Tabellen statistischer Auswertung

1. Kiemenreusendornen: $n = 487$ $\bar{x} = 37{,}07$ $s = 2{,}66$ Freiheitsgrade : 10

Klasse x	$\frac{x - \bar{x}}{s}$	$\Phi \frac{x - \bar{x}}{s}$	P_i	$\rho i = 487 \cdot P_i$ (485) · (486) ·	n_i	$\frac{(n_i - \rho_i)^2}{\rho i}$
$-\infty$ . . . 31.50	$-\infty$ . . . —2.09	0.0000 . . . 0.0183	0.0183	8.91	5	1.71
31.50 . . . 32.50	—2.09 . . . —1.71	0.0183 . . . 0.0436	0.0253	12.32	14	0.22
32.50 . . . 33.50	—1.71 . . . —1.34	0.0436 . . . 0.0901	0.0465	22.64	22	0.00
33.50 . . . 34.50	—1.34 . . . —0.96	0.0901 . . . 0.1685	0.0784	38.18	46	1.60
34.50 . . . 35.50	—0.96 . . . —0.59	0.1685 . . . 0.2776	0.1091	53.13	59	0.64
35.50 . . . 36.50	—0.59 . . . —0.21	0.2776 . . . 0.4168	0.1392	67.79	61	0.68
36.50 . . . 37.50	—0.21 . . . 0.16	0.4168 . . . 0.5636	0.1468	71.49	61	1.53
37.50 . . . 38.50	0.16 . . . 0.53	0.5636 . . . 0.7019	0.1383	67.35	69	0.04
38.50 . . . 39.50	0.53 . . . 0.91	0.7019 . . . 0.8186	0.1167	56.83	62	0.47
39.50 . . . 40.50	0.91 . . . 1.28	0.8186 . . . 0.8997	0.0811	39.49	39	0.00
40.50 . . . 41.50	1.28 . . . 1.66	0.8997 . . . 0.9515	0.0518	25.22	28	0.30
41.50 . . . 42.50	1.66 . . . 2.04	0.9515 . . . 0.9793	0.0278	13.53	13	0.02
42.50 . . . ∞	2.04 . . . ∞	0.9793 . . . 1.0000	0.0207	10.08	8	0.42
			1.0000	487	487	7.63

$V_{10}^{95\,\%} = 18.31$

$\chi_0^2 = 7.63 < 18.31$

2. Schuppen der Seitenlinie: $n = 485$ $x = 84{,}9$ $s = 4{,}79$ Freiheitsgrade : 5

$-\infty$ . . . 75.5	$-\infty$ . . . —1.96	0.0000 . . . 0.0250	0.0250	12.12	12	0.00
75.5 . . . 78.5	—1.96 . . . —1.33	0.0250 . . . 0.0918	0.0668	32.39	21	4.00
78.5 . . . 81.5	—1.33 . . . —0.70	0.0918 . . . 0.2420	0.1502	72.84	76	0.13
81.5 . . . 84.5	—0.70 . . . —0.08	0.2420 . . . 0.4681	0.2261	109.65	126	2.43
84.5 . . . 87.5	—0.08 . . . 0.54	0.4681 . . . 0.7054	0.2373	115.09	108	0.43
87.5 . . . 90.5	0.54 . . . 1.16	0.7054 . . . 0.8770	0.1716	83.22	89	0.40

$V_{5}^{95\,\%} = 11.07$

$\chi_0^2 = 8.94 < 11.07$

90.5 . . .	93.5	1.16 . . .	1.79	0.8770 . . .	0.9633	0.0863	41.85	34	1.47	
93.5 . . .	∞	1.79 . . .	∞	0.9633 . . .	1.0000	0.0367	17.79	19	0.08	
						1.0000	485	485	8.94	

3. Lc/Lt: n = 486 $\bar{x}$ = 81,80 s = 1,00 Freiheitsgrade : 9

— ∞ . . .	79.45	— ∞ . . .	—2.35	0.0000 . . .	0.0094	0.0094	4.56	9	4.32	
79.45 . . .	79.95	—2.35 . . .	—1.85	0.0094 . . .	0.0322	0.0228	11.08	12	0.07	
79.95 . . .	80.45	—1.85 . . .	—1.35	0.0322 . . .	0.0885	0.0563	27.36	24	0.41	
80.45 . . .	80.95	—1.35 . . .	—0.85	0.0885 . . .	0.1977	0.1092	53.07	48	0.48	
80.95 . . .	81.45	—0.85 . . .	—0.35	0.1977 . . .	0.3632	0.1655	80.43	74	0.51	$V_9^{95\,\%} = 16.92$
81.45 . . .	81.95	—0.35 . . .	0.15	0.3632 . . .	0.5596	0.1964	95.45	101	0.32	
81.95 . . .	82.45	0.15 . . .	0.65	0.5596 . . .	0.7422	0.1826	88.74	81	0.67	$\chi_0^2 = 16.72 < 16.92$
82.45 . . .	82.95	0.65 . . .	1.15	0.7422 . . .	0.8749	0.1327	64.49	70	0.47	
82.95 . . .	83.45	1.15 . . .	1.65	0.8749 . . .	0.9505	0.0756	36.74	37	0.00	
83.45 . . .	83.95	1.65 . . .	2.15	0.9505 . . .	0.9842	0.0337	16.37	16	0.00	
83.95 . . .	84.95	2.15 . . .	3.15	0.9842 . . .	0.9930	0.0088	4.27	7	3.25	
84.95 . . .	∞	3.15 . . .	∞	0.9930 . . .	1.0000	0.0070	3.40	7	6.22	
						1.0000	486	486	16.72	

4. Höhe des Schwanzstiels : Lt: n = 487 x = 6,24 s = 0.40 Freiheitsgrade : 17

Klasse x	$\frac{x - \bar{x}}{s}$	$\Phi\left(\frac{x - \bar{x}}{s}\right)$	P_i	$\rho_i = 487 \cdot P_i$	n_i	$\frac{(n_i - \rho_i)^2}{\rho_i}$
$-\infty$ . . . 5.35	$-\infty$ . . . —2.23	0.0000 . . . 0.0129	0.0129	6.28	4	0.82
5.35 . . . 5.45	—2.23 . . . —1.98	0.0129 . . . 0.0239	0.0110	5.35	11	5.96
5.45 . . . 5.55	—1.98 . . . —1.73	0.0239 . . . 0.0418	0.0179	8.71	6	0.84
5.55 . . . 5.65	—1.73 . . . —1.48	0.0418 . . . 0.0694	0.0276	13.44	25	9.94
5.65 . . . 5.75	—1.48 . . . —1.23	0.0694 . . . 0.1093	0.0399	19.43	13	2.12
5.75 . . . 5.85	—1.23 . . . —0.98	0.1093 . . . 0.1635	0.0542	26.39	30	0.49
5.85 . . . 5.95	—0.98 . . . —0.73	0.1635 . . . 0.2327	0.0692	33.70	37	0.32
5.95 . . . 6.05	—0.73 . . . —0.48	0.2327 . . . 0.3156	0.0829	40.37	39	0.00
6.05 . . . 6.15	—0.48 . . . —0.23	0.3156 . . . 0.4090	0.0934	45.48	40	0.66
6.15 . . . 6.25	—0.23 . . . 0.03	0.4090 . . . 0.5120	0.1030	50.16	38	2.94
6.25 . . . 6.35	0.03 . . . 0.28	0.5120 . . . 0.6103	0.0983	47.87	43	0.49
6.35 . . . 6.45	0.28 . . . 0.53	0.6103 . . . 0.7019	0.0916	44.60	47	0.12
6.45 . . . 6.55	0.53 . . . 0.78	0.7019 . . . 0.7823	0.0804	39.15	33	0.96
6.55 . . . 6.65	0.78 . . . 1.03	0.7823 . . . 0.8485	0.0662	32.32	31	0.05
6.65 . . . 6.75	1.03 . . . 1.28	0.8485 . . . 0.8997	0.0512	24.93	31	1.47
6.75 . . . 6.85	1.28 . . . 1.53	0.8997 . . . 0.9370	0.0373	18.16	18	0.00
6.85 . . . 6.95	1.53 . . . 1.78	0.9370 . . . 0.9625	0.0255	12.41	22	7.41
6.95 . . . 7.05	1.78 . . . 2.28	0.9625 . . . 0.9887	0.0262	12.75	10	0.59
7.15 . . . 7.35	2.28 . . . 2.78	0.9887 . . . 0.9973	0.0086	4.18	5	0.16
7.35 . . . ∞	2.78 . . . ∞	0.9973 . . . 1.0000	0.0027	1.31	4	5.52
			1.0000	487	487	40.86

$V_{17}^{95\,\%} = 27.59$

$\chi_0^2 = 40.86 > 27.59$

5. Kopflänge : Lt: n = 487 x = 15,97 s = 0,77 Freiheitsgrade : 15

— ∞ . . .	14.15	— ∞ . . .	—2.36	0.0000 . . .	0.0091	0.0091	4.43	4	0.04
14.15 . . .	14.45	—2.36 . . .	—1.97	0.0091 . . .	0.0244	0.0153	7.45	8	0.04
14.45 . . .	14.75	—1.97 . . .	—1.58	0.0244 . . .	0.0571	0.0327	15.92	12	0.96
14.75 . . .	15.05	—1.58 . . .	—1.19	0.0571 . . .	0.1170	0.0599	29.17	21	2.28
15.05 . . .	15.25	—1.19 . . .	—0.93	0.1170 . . .	0.1762	0.0592	28.83	30	0.04
15.25 . . .	15.45	—0.93 . . .	—0.67	0.1762 . . .	0.2514	0.0752	36.62	46	2.40
15.45 . . .	15.65	—0.67 . . .	—0.41	0.2514 . . .	0.3409	0.0895	43.58	41	0.15
15.65 . . .	15.85	—0.41 . . .	—0.15	0.3409 . . .	0.4404	0.0995	48.45	59	2.29
15.85 . . .	16.05	—0.15 . . .	0.10	0.4404 . . .	0.5398	0.0994	48.40	55	0.90
16.05 . . .	16.25	0.10 . . .	0.36	0.5398 . . .	0.6406	0.1008	49.08	44	0.52
16.25 . . .	16.45	0.36 . . .	0.62	0.6406 . . .	0.7324	0.0918	44.70	41	0.30
16.45 . . .	16.65	0.62 . . .	0.88	0.7324 . . .	0.8106	0.0782	38.08	41	0.22
16.65 . . .	16.85	0.88 . . .	1.14	0.8106 . . .	0.8729	0.0623	30.34	30	0.00
16.85 . . .	17.05	1.14 . . .	1.40	0.8729 . . .	0.9192	0.0463	22.54	15	2.52
17.05 . . .	17.25	1.40 . . .	1.66	0.9192 . . .	0.9515	0.0323	15.73	17	0.10
17.25 . . .	17.55	1.66 . . .	2.05	0.9515 . . .	0.9798	0.0283	13.78	11	0.56
17.55 . . .	17.95	2.05 . . .	2.57	0.9798 . . .	0.9949	0.0151	7.35	8	0.05
17.95 . . .	∞	2.57 . . .	∞	0.9949 . . .	1.0000	0.0051	2.48	4	0.93
						1.0000	487	487	14.30

$V_{15}^{95\,\%} = 25.00$

$\chi_0^2 = 14.30 < 25.00$

6. Augendurchmesser : Lt: n = 487 x = 3,4 s = 0,28 Freiheitsgrade : 11

Klasse x	$\frac{x-\bar{x}}{s}$	$\Phi\left(\frac{x-\bar{x}}{s}\right)$	P_i	$\rho_i = 487 \cdot P_i$	n_i	$\frac{(n_i-\rho_i)^2}{\rho_i}$
$-\infty$ . . . 2.85	$-\infty$ . . . —1.96	0.0000 . . . 0.0250	0.0250	12.17	6	3.12
2.85 . . . 2.95	—1.96 . . . —1.60	0.0250 . . . 0.0548	0.0298	14.51	18	0.83
2.95 . . . 3.05	—1.60 . . . —1.25	0.0548 . . . 0.1056	0.0508	24.73	30	1.12
3.05 . . . 3.15	—1.25 . . . —0.89	0.1056 . . . 0.1867	0.0811	39.49	36	0.30
3.15 . . . 3.25	—0.89 . . . —0.53	0.1867 . . . 0.2981	0.1114	54.25	51	0.19
3.25 . . . 3.35	—0.53 . . . —0.17	0.2981 . . . 0.4325	0.1344	65.45	63	0.09
3.35 . . . 3.45	—0.17 . . . 0.17	0.4325 . . . 0.5675	0.1350	65.74	68	0.07
3.45 . . . 3.55	0.17 . . . 0.53	0.5675 . . . 0.7019	0.1344	65.45	70	0.31
3.55 . . . 3.65	0.53 . . . 0.89	0.7019 . . . 0.8133	0.1114	54.25	51	0.19
3.65 . . . 3.75	0.89 . . . 1.25	0.8133 . . . 0.8944	0.0811	39.49	40	0.00
3.75 . . . 3.85	1.25 . . . 1.60	0.8944 . . . 0.9452	0.0508	24.73	26	0.06
3.85 . . . 3.95	1.60 . . . 1.96	0.9452 . . . 0.9750	0.0298	14.51	11	0.84
3.95 . . . 4.05	1.96 . . . 2.32	0.9750 . . . 0.9898	0.0148	7.20	10	1.08
4.05 . . . ∞	2.32 . . . ∞	0.9898 . . . 1.0000	0.0102	4.96	7	0.83
			1.0000	487	487	9.03

$V_{11}^{95\,\%} = 19.68$

$\chi_0^2 = 9.03 < 19.68$

7. Augendurchmesser : Kopflänge: $n = 487$ $\bar{x} = 21{,}50$ $s = 1{,}87$ Freiheitsgrade : 12

$-\infty$ ...	18.45	$-\infty$ ...	−1.63	0.0000 ...	0.0516	0.0516	25.12	15	4.07
18.45 ...	18.95	−1.63 ...	−1.36	0.0516 ...	0.0869	0.0353	17.19	20	0.45
18.95 ...	19.45	−1.36 ...	−1.09	0.0869 ...	0.1379	0.0510	24.83	23	0.13
19.45 ...	19.95	−1.09 ...	−0.82	0.1379 ...	0.2061	0.0682	33.21	31	0.14
19.95 ...	20.45	−0.82 ...	−0.56	0.2061 ...	0.2877	0.0816	39.73	53	4.43
20.45 ...	20.95	−0.56 ...	−0.29	0.2877 ...	0.3859	0.0982	47.82	53	0.56
20.95 ...	21.45	−0.29 ...	−0.02	0.3859 ...	0.4920	0.1061	51.67	46	0.62
21.45 ...	21.95	−0.02 ...	0.24	0.4920 ...	0.5948	0.1028	50.06	45	0.51
21.95 ...	22.45	0.24 ...	0.50	0.5948 ...	0.6915	0.0967	47.09	59	2.96
22.45 ...	22.95	0.50 ...	0.77	0.6915 ...	0.7794	0.0879	42.80	40	0.18
22.95 ...	23.45	0.77 ...	1.04	0.7794 ...	0.8508	0.0714	34.77	39	0.51
23.45 ...	23.95	1.04 ...	1.31	0.8508 ...	0.9049	0.0541	26.34	24	0.20
23.95 ...	24.45	1.31 ...	1.57	0.9049 ...	0.9418	0.0369	17.97	16	0.21
24.45 ...	25.45	1.57 ...	2.11	0.9418 ...	0.9826	0.0408	19.86	13	2.36
25.45 ...	∞	2.11 ...	∞	0.9826 ...	1.0000	0.0174	8.47	10	0.27
						1.0000	487	487	17.60

$V_{12}^{95\,\%} = 21.03$

$\chi_0^2 = 17.60 < 21.03$

II. Monatsprotokolle

März 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	89	33,0	27,0	2,3	5,7	1,1	18,2	318	II	+		+	295	30		19,2	3,3	17,2	6,9	81,8	0,88
2.	91	39,0	31,5	2,2	6,3	1,3	17,0	440	III	+		+	404	35		20,6	3,3	16,1	5,6	80,7	0,74
3.	87	31,0	25,5	2,3	5,5	1,0	15,5	264	II	+		+	245	33		18,0	3,2	17,7	7,4	82,2	0,88
4.	91	31,0	26,5	2,4	4,8	1,1	17,1	314	II	+		+	282	31		22,9	3,5	15,4	7,7	85,4	1,05
5.	84	34,5	28,0	2,3	6,0	1,2	16,2	317	II		+	+	294	42		20,0	3,4	17,3	6,6	81,1	0,77
6.	85	37,0	31,0	2,5	6,1	1,2	17,1	412	III	+		+	374	38		19,6	3,2	16,4	6,7	83,7	0,81
7.	81	36,0	28,5	2,4	5,9	1,2	16,0	360	III		+	—	327	37		20,3	3,3	16,3	6,6	79,1	0,77
8.	94	37,0	30,0	2,2	5,9	1,1	17,5	414	III	+		+	377	39		18,6	2,9	15,9	5,9	81,0	0,81
9.	85	37,5	30,5	2,4	5,9	1,2	16,3	387	III	+		+	350	34		20,3	3,2	15,7	6,4	81,5	0,73
10.	93	37,0	29,8	2,3	5,7	1,2	16,3	340	III	+		+	317	35		21,0	3,2	15,4	6,2	80,5	0,67
11.	88	30,0	25,0	2,2	4,9	1,2	16,6	280	II	+		+	257	38		24,4	4,0	16,3	7,3	83,3	1,03
12.	83	30,0	24,0	2,1	4,6	1,1	14,9	207	II		+	—	194	38		23,9	3,6	15,3	7,0	80,0	0,76
13.	89	38,0	31,5	2,3	6,1	1,3	16,7	423	III	+		—	375	36		21,3	3,4	16,0	6,0	82,8	0,77
14.	84	32,0	26,0	2,2	5,1	1,2	15,6	295	II		+	+	265	36		23,5	3,7	15,9	6,8	81,2	0,90
15.	75	31,5	26,5	2,1	5,0	1,1	15,2	265	II	+		—	243	39		22,0	3,4	15,8	6,6	84,1	0,84
16.	86	33,0	26,5	2,2	5,2	1,2	17,3	333	II	+		+	306	39		23,0	3,6	15,7	6,6	80,3	0,92
17.	82	32,5	26,5	2,3	5,1	1,2	17,4	315	II	+		+	298	35		23,5	3,6	15,6	7,0	81,5	0,91
18.	94	37,5	32,0	2,4	5,8	1,5	18,5	424	III	+		+	396	34		25,8	4,0	15,4	6,4	85,3	0,80
19.	88	33,0	26,5	2,3	5,1	1,4	16,0	307	II	+		+	274	32		27,4	4,2	15,4	6,9	80,3	0,85
20.	85	35,5	29,0	2,3	5,7	1,1	16,1	342	III	+		+	328	39		19,2	3,0	16,0	6,4	81,6	0,76
21.	81	30,0	24,5	2,1	4,6	1,2	14,7	213	II		+	+	199	36		26,0	4,0	15,3	7,0	81,6	0,78
22.	90	35,5	29,0	2,1	5,8	1,2	15,3	315	III		+	+	297	35		20,6	3,3	16,3	5,9	81,6	0,70
23.	83	28,5	24,0	2,0	4,6	1,3	14,3	206	II		+	+	192	34		23,2	4,5	16,1	6,9	84,2	0,88
24.	79	29,0	23,5	2,2	4,2	1,2	14,6	263	II	+		+	235	35		28,5	4,1	14,4	7,5	81,0	1,07
25.	90	37,0	31,0	2,5	5,8	1,2	18,4	391	III	+	+	+	365	41		20,6	3,2	15,6	6,7	83,7	0,77
26.	79	29,0	24,0	1,9	4,8	1,2	15,3	222	II		+	+	212	35		25,0	4,1	16,5	6,5	82,7	0,91
27.	86	36,8	30,2	2,4	5,6	1,3	18,0	418	III	+		+	402	36		23,2	3,5	15,2	6,5	82,0	0,83
28.	92	36,7	30,2	2,0	6,7	1,3	17,5	385	III	+		+	362	37		19,4	3,5	18,2	5,4	82,0	0,77

29.	90	38,3	31,5	2,3	5,9	1,2	18,5	421		III	+		+	402	36		20,3	3,1	15,4	6,0	82,2	0,74
30.	87	31,2	26,7	2,4	5,0	1,2	16,9	282	II		+		+	260	38		24,0	3,8	16,0	7,6	85,5	0,92
31.	94	37,6	31,0	2,3	6,0	1,3	18,0	428		III		+	+	386	39		21,6	3,4	15,4	6,1	82,4	0,80
32.	78	32,0	25,7	2,1	5,3	1,2	17,1	276	II			+	+	258	32		21,8	3,7	17,1	6,5	80,3	0,84
33.	87	36,6	30,0	2,4	5,7	1,2	18,3	389		III		+	+	364	39		21,0	3,2	15,5	6,5	82,0	0,79
34.	84	36,6	29,9	2,3	5,8	1,2	17,0	375		III	+		+	334	38		20,6	3,2	15,8	6,2	81,6	0,76
35.	85	34,0	28,0	2,2	5,5	1,3	17,0	348		III		+	+	327	38		23,6	3,8	16,1	6,4	82,3	0,88
36.	86	31,9	26,1	2,1	4,7	1,2	17,4	334	II		+		+	304	39	f	25,5	3,7	14,7	6,5	81,8	1,02
37.	95	34,4	28,2	2,4	5,5	1,3	20,0	412		III		+	—	370	34		23,6	3,7	15,9	6,9	81,9	1,01
38.	83	33,9	27,6	2,0	5,6	1,2	16,2	289	II			+	+	272	39		21,4	3,5	16,5	5,8	81,4	0,74
39.	87	31,5	26,1	2,1	4,8	1,1	17,4	291	II		+		+	263	37	f	22,9	3,4	15,2	6,6	82,8	0,93
40.	85	37,2	30,6	2,2	5,8	1,3	17,0	385		III		+	+	356	35		22,4	3,4	15,5	5,9	82,2	0,74
41.	95	34,4	27,4	2,2	5,4	1,3	17,4	315	II		+		+	290	36		24,0	3,7	15,6	6,3	79,6	0,77
42.	81	29,8	24,2	2,1	4,7	1,2	17,0	265	II		+		+	241	31		25,5	4,0	15,7	7,0	81,2	1,00
43.	82	34,4	28,0	2,3	5,6	1,3	17,0	343		III		+	+	321	38		23,2	3,7	16,2	6,6	81,3	0,84
44.	85	33,8	27,5	2,2	5,2	1,2	18,0	343		III		+	+	301	33		23,0	3,5	15,3	6,5	81,3	0,88
45.	82	37,2	30,5	2,2	5,8	1,2	17,1	368		III		+	+	345	37		20,6	3,2	15,5	5,9	81,9	0,71
46.	81	37,6	30,8	2,3	5,9	1,3	18,7	441		III		+	+	407	38		22,0	3,4	15,6	6,1	81,9	0,82
47.	86	32,9	27,0	2,2	5,2	1,2	16,6	317	II		+		+	293	39		23,0	3,6	15,8	6,6	82,0	0,89
48.	95	32,5	26,7	1,9	4,9	1,1	15,8	278	II			+	+	278	38		22,4	3,3	15,5	5,8	82,1	0,80
49.	75	32,5	27,2	2,1	5,8	1,2	15,7	293		III		+	+	276	32		20,6	3,6	17,8	6,4	83,6	0,85
50.	86	37,5	31,4	2,3	6,1	1,3	18,0	451		III	+		+	407	33		21,3	3,4	16,2	6,1	83,7	0,85
51.	92	41,4	34,3	2,5	6,0	1,3	21,3	588		III		+	+	557	35		21,6	3,1	14,4	6,0	82,6	0,82
52.	85	37,7	31,2	2,3	6,6	1,3	18,3	453		III	+		+	330	42		19,6	3,4	17,5	6,1	82,7	0,84
53.	90	34,6	28,0	2,2	5,4	1,2	17,3	359		III		+	+	328	35		22,2	3,4	15,6	6,3	80,9	0,86
54.	85	30,4	24,7	2,2	5,0	1,2	16,9	294	II		+		+	263	36		24,0	3,9	16,4	7,2	80,6	1,04
55.	83	30,2	25,0	2,0	5,0	1,1	15,1	233	II		+		—	207	40		22,0	3,6	16,5	6,6	82,7	0,84
56.	77	29,0	24,0	1,9	4,8	1,1	14,8	217	II			+	+	200	38		22,9	3,7	16,5	6,5	82,7	0,88
57.	83	27,7	22,5	1,9	4,2	1,1	14,8	206	II		+		+	191	36		26,1	3,9	15,1	6,8	81,2	0,96
58.	90	32,3	26,7	2,1	5,1	1,2	16,4	284	II		+		—	260	36		23,5	3,7	15,7	6,5	82,6	0,84
59.	78	28,7	23,5	2,0	4,7	1,2	16,5	266	II		+		+	233	33		11,0	4,1	16,3	6,9	81,8	1,12
60.	82	28,9	23,5	2,0	4,7	1,1	15,1	219	II			+	—	202	44		23,4	3,8	16,2	6,9	81,3	0,90
61.	—	verkrüppelt																				
62.		verkrüppelt																				
63.		verkrüppelt																				
64.		verkrüppelt																				
65.		verkrüppelt																				

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	87	37,5	31,0	2,4	6,0	1,3	17,8	424	III	+		+	397	35		21,6	3,4	16,0	6,4	82,6	0,80
2.	88	38,0	31,5	2,2	6,3	1,2	17,5	403	III	+		+	371	37		19,0	3,1	16,5	5,7	82,8	0,73
3.	89	31,5	26,0	2,1	5,2	1,2	16,0	271	II		+	+	253	40		23,0	3,8	16,5	6,6	82,5	0,86
4.	84	27,8	23,1	1,9	4,7	1,1	14,7	206	II		+	+	183	33		23,4	3,9	16,9	6,8	83,0	0,95
5.	82	36,9	30,2	2,1	5,8	1,3	17,5	355	III		+	+	324	38		22,4	3,5	15,7	5,6	81,8	0,70
6.	88	37,0	30,2	2,2	5,7	1,3	18,0	392	III		+	+	359	35		22,8	3,5	15,4	5,9	81,6	0,77
7.	85	33,0	26,9	2,1	5,2	1,2	17,0	309	III	+		+	282	37		23,0	3,6	15,7	6,3	81,5	0,85
8.	83	34,6	28,2	2,1	5,5	1,3	17,5	330	III		+	+	304	40		23,6	3,7	15,8	6,0	81,5	0,79
9.	87	33,6	27,7	2,1	5,2	1,2	16,0	278	II		+	+	255	34		23,0	3,5	15,4	6,2	82,4	0,73
10.	87	38,0	31,0	2,3	6,0	1,3	17,8	395	III	+		+	360	34		21,6	3,4	15,7	6,0	81,5	0,71
11.	82	32,5	27,2	2,2	5,3	1,1	19,0	381	III	+		+	334	41	f	20,7	3,3	16,3	6,7	83,6	1,10
12.	86	37,6	30,8	2,2	5,9	1,3	17,2	390	III	+		+	356	36		22,0	3,4	15,6	5,8	81,9	0,73
13.	90	35,4	29,3	2,0	5,8	1,3	15,6	305	III		+	+	284	35		22,4	3,6	16,3	5,6	82,7	0,68
14.	85	31,4	25,6	2,0	5,2	1,1	15,1	245	II	+		+	219	37		21,1	3,5	16,5	6,3	81,5	0,79
15.	90	35,0	29,0	2,1	5,6	1,2	17,0	369	III		+	+	337	38		21,4	3,4	16,0	6,0	82,8	0,86
16.	86	37,0	29,9	2,0	6,1	1,4	16,3	345	III		+	+	321	37		22,9	3,7	16,4	5,4	80,8	0,68
17.	90	34,7	28,5	2,1	5,5	1,2	15,6	310	III		+	+	287	41		21,8	3,4	15,8	6,0	82,1	0,74
18.	83	35,6	29,5	2,1	6,4	1,1	17,0	333	III		+	+	310	36		17,1	3,0	17,9	5,8	82,8	0,73
19.	84	33,2	26,8	2,3	5,4	1,4	17,6	339	III	+		+	315	34		25,2	4,2	16,2	6,9	80,7	0,92
20.	88	36,0	30,0	2,5	6,7	1,2	18,4	422	III		+	+	398	39		17,9	3,3	18,6	6,9	83,3	0,70
21.	90	35,8	29,0	2,1	5,7	1,3	16,5	325	III	+		+	292	40		22,8	3,6	15,9	5,8	81,0	0,70
22.	87	37,5	31,5	2,3	5,8	1,3	18,0	442	III		+	+	404	37		22,4	3,4	15,4	6,1	84,0	0,83
23.	85	36,9	30,4	2,3	5,8	1,3	16,7	347	III		+	+	320	36		22,4	3,5	15,7	6,2	82,3	0,69
24.	87	30,5	25,2	1,9	4,9	1,2	16,0	249	II		+	+	228	38		24,4	3,9	16,0	6,2	82,6	0,87
25.	82	29,7	24,3	1,9	4,8	1,2	15,0	217	II	+		+	191	39		25,0	4,0	16,1	6.3	81,8	0,82
26.																					
27.																					
28.	82	28,7	23,6	1,9	4,8	1,1	15,5	220	II	+		+	204	34		22,9	3,8	16,7	6,6	82,2	0,93

29.	84	32,3	26,0	2,2	5,1	1,2	17,5	323	III		+		+	283	33		23,5	3,7	15,7	6,8	80,4	0,95
30.	86	35,3	29,0	2,2	5,3	1,3	19,2	391	III		+		+	348	40	f	24,5	3,6	15,0	6,2	82,1	0,88
31.	81	35,5	29,3	2,0	6,0	1,3	17,5	349	III		+		+	317	36		21,6	3,6	16,9	5,6	82,5	0,78
32.	79	36,0	30,0	2,2	5,8	1,3	18,3	409	III			+	+	376	37		22,4	3,6	16,1	6,1	83,3	0,87
33.	92	32,1	27,7	2,0	5,0	1,2	16,8	272		II	+		+	346	37		24,0	3,7	15,5	6,2	86,2	0,82
34.	81	29,0	23,4	1,6	4,8	1,0	15,3	216		II		+	—	197	34	f	20,8	3,4	16,5	5,5	80,6	0,88
35.	94	36,2	29,9	2,1	5,5	1,3	17,8	370	III			+	+	336	40	f	23,6	3,5	15,1	5,8	80,1	0,77
36.	87	34,2	28,3	2,0	6,6	1,2	16,6	302	III			+	+	276	38		18,1	3,5	19,2	5,8	82,7	0,75
37.	85	37,0	31,2	2,1	6,0	1,3	18,0	394	III		+		+	360	35		21,6	3,5	16,2	5,6	84,3	0,77
38.	84	38,0	31,0	2,4	5,9	1,3	18,3	435	III			+	+	408	37	wenig	22,0	3,4	15,5	6,3	81,5	0,79
39.	80	32,0	26,2	1,9	5,3	1,2	15,5	274		II	+		—	245	37	alte	22,6	3,7	16,5	5,9	81,8	0,83
40.	81	31,6	25,9	2,0	5,1	1,1	17,0	275		II		+	+	253	33	Eier	21,5	3,4	16,1	6,3	81,9	0,87
41.	80	31,0	25,6	2,0	5,1	1,1	16,8	281		II		+	+	254	35		21,5	3,5	16,4	6,4	82,5	0,94
42.	93	36,4	29,8	2,2	5,9	1,2	16,3	356	III			+	+	322	38		20,3	3,2	16,2	6,0	81,8	0,73
43.	91	35,2	29,4	2,1	5,4	1,1	16,8	338	III			+	+	318	35		20,3	3,1	15,3	5,9	83,5	0,77
44.	88	34,6	28,2	2,2	5,2	1,2	17,3	345	III			+	—	316	35		23,0	3,4	15,0	6,3	81,5	0,83
45.	93	36,9	29,4	2,1	5,8	1,3	17,2	352	III		+		+	328	37		22,4	3,5	15,7	5,6	79,6	0,70
46.	88	36,0	29,3	2,1	5,8	1,3	17,5	349	III		+		+	324	33		22,4	3,6	16,1	5,8	81,3	0,74
47.	87	34,2	28,3	2,2	5,6	1,2	17,0	307	III			+	—	279	36	f	21,4	3,5	16,3	6,4	82,7	0,76
48.	87	37,5	30,9	2,1	5,9	1,3	17,9	410	III			+	+	381	39		22,0	3,4	15,7	5,6	82,4	0,77
49.	81	35,3	28,8	2,2	5,9	1,2	18,0	357	III			+	+	325	41		20,3	3,3	16,7	6,2	81,5	0,81
50.	80	34,8	28,8	2,4	5,9	1,4	18,6	378	III			+	+	351	36		23,7	4,0	16,9	6,8	82,7	0,89
51.	84	37,6	30,4	2,4	6,2	1,4	19,2	411	III			+	+	380	34		22,5	3,7	16,4	6,3	80,8	0,77
52.	87	37,0	30,3	2,2	6,2	1,3	18,5	388	III			+	+	356	38	f	20,9	3,5	16,7	5,9	81,8	0,76
53.	88	38,0	31,4	2,2	6,3	1,4	18,2	417	III		+		+	377	39		22,2	3,6	16,5	5,7	82,6	0,75
54.	89	35,9	29,8	2,1	5,8	1,3	17,0	364	III		+		+	332	33	Hecht	22,4	3,6	16,1	5,8	83,2	0,78
55.	83	35,9	29,6	2,2	5,9	1,3	16,1	328	III		+		+	302	38		22,0	3,6	16,4	6,1	82,4	0,70
56.	89	35,1	29,2	2,3	5,9	1,3	17,1	376	III		+		+	346	38		22,0	3,7	16,8	6,5	83,1	0,86
57.	95	36,8	30,4	2,1	5,8	1,3	17,5	394	III			+	+	362	41	f	22,4	3,5	15,7	5,7	82,6	0,79
58.	89	35,8	29,5	2,1	6,0	1,3	17,0	343	III			+	+	313	37		21,6	3,6	16,7	5,8	82,4	0,74
59.	94	35,7	29,6	2,1	5,9	1,3	16,8	323	III			+	+	296	35	f	22,0	3,6	16,5	5,8	82,9	0,70
60.	83	32,6	27,1	2,0	5,2	1,3	17,0	302	III			+	+	277	35		25,0	3,8	15,9	6,1	83,1	0,87
61.	84	32,3	26,8	2,0	5,4	1,1	16,0	272		II		+	+	253	39		20,3	3,4	16,7	6,1	82,9	0,80
62.	82	31,2	25,8	2,0	5,1	1,1	16,3	268		II		+	+	252	39		21,5	3,5	16,3	6,4	82,6	0,88
63.	94	30,7	35,4	2,1	5,1	1,1	17,0	273		II		+	+	251	35		21,5	3,5	16,6	6,8	82,7	0,94
64.	83	29,0	23,6	2,0	5,3	1,2	15,7	227		II		+	—	206	37	f	22,6	4,1	18,2	6,8	81,3	0,93
65.	89	30,6	25,4	1,8	4,5	1,2	15,0	220		II		+	+	199	39	f	26,6	3,9	14,7	5,8	83,9	0,76

Mai 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	% Auge/Kopf	% Auge/Lt.	% Kopf/Lt.	% Stiel/Lt.	% Lc./Lt.	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	88	34,2	28,2	2,3	5,0	1,3	19,0	394	III	+		+	327	32	f	26,0	3,8	14,6	6,7	82,4	0,98
2.	88	32,5	27,9	2,0	5,3	1,3	18,0	312	III	+		+	270	35		26,0	4,0	16,3	6,1	85,8	0,90
3.	81	34,8	28,0	2,3	5,1	1,2	19,5	395	III	+		+	329	36		23,5	3,4	14,5	6,6	80,4	0,93
4.	85	32,2	26,5	2,1	5,0	1,2	17,0	245	II	+		+	221	40		24,0	3,7	15,5	6,5	82,2	0,73
5.	83	33,0	27,2	2,0	5,2	1,2	16,1	254	II	+		+	218	36		23,1	3,6	15,7	6,0	82,4	0,70
6.	76	32,7	26,9	2,1	5,2	1,2	16,9	279	II	+		+	232	36		23,1	3,6	15,9	6,4	82,2	0,79
7.	77	34,2	27,8	2,3	5,8	1,2	18,3	357	III		+	+	310	37		20,6	3,5	16,9	6,7	81,2	0,89
8.	84	33,8	27,5	2,1	5,2	1,1	17,5	304	II	+		+	248	34	f	21,2	3,2	15,3	6,2	81,3	0,78
9.	80	32,2	26,2	2,0	4,8	1,2	17,4	283	II	+		+	244	36	f	25,0	3,7	14,9	6,2	81,3	1,14
10.	84	34,2	28,2	2,4	5,2	1,3	19,3	382	III	+		+	328	33	f	25,0	3,8	15,2	7,0	82,4	0,95
11.	84	32,3	26,3	2,0	5,2	1,2	16,8	267	II		+	—	236	37		23,1	3,7	16,0	6,1	81,4	0,79
12.	86	36,5	30,2	2,3	6,0	1,2	19,8	412	III		+	+	363	44		20,0	3,2	16,4	6,3	82,7	0,84
13.	83	31,3	25,6	2,0	5,3	1,1	17,3	263	II	+		+	322	40	f	20,8	3,5	16,9	6,3	81,7	0,85
14.	81	30,2	25,0	2,0	5,0	1,2	18,0	287	II	+		+	241	34	f	24,0	3,9	16,5	6,6	82,7	1,04
15.	83	29,9	24,7	2,0	5,1	1,2	17,2	232	II	+		+	198	34		23,5	4,0	17,0	6,6	82,6	0,86
16.	84	32,0	26,2	2,0	5,1	1,1	16,5	248	II		+	+	215	35	f	21,6	3,4	15,9	6,2	81,8	0,75
17.	95	33,0	27,0	2,1	5,2	1,3	17,3	313	II	+		+	262	33		25,0	3,9	15,7	6,3	81,8	0,87
18.	80	31,1	25,1	2,0	5,1	1,2	16,0	233	II		+	+	203	37		23,5	3,8	16,3	6,4	80,7	0,77
19.	82	29,0	23,5	2,1	4,4	1,1	16,2	213	II	+		+	179	32		25,0	3,7	15,1	7,2	81,0	0,87
20.	80	29,3	23,8	1,9	4,6	1,2	16,4	231	II	+		+	192	36	f	26,1	4,0	15,6	6,4	81,2	0,91
21.	80	32,8	26,7	2,1	5,2	1,2	17,7	290	II		+	+	248	36		23,1	3,6	15,8	6,4	81,4	0,82
22.	90	37,6	31,3	2,1	5,8	1,2	19,0	435	III	+		+	364	36		20,7	3,1	15,4	5,5	83,2	0,81
23.	85	35,0	28,8	2,3	5,4	1,2	19,0	395	III	+		+	337	37	f	22,2	3,4	15,4	6,5	82,2	0,92
24.	88	31,2	25,0	2,1	4,9	1,2	17,4	297	II		+	—	247	38	f	24,5	3,8	15,7	6,7	80,1	0,97
25.	92	32,0	26,2	2,2	5,5	1,2	18,0	310	II	+		+	266	37		21,8	3,7	17,1	6,8	81,8	0,94
26.	82	32,2	26,2	2,1	5,2	1,2	17,2	273	II		+	+	229	38	f	23,1	3,7	16,1	6,5	81,3	0,81
27.	86	37,5	30,5	2,3	6,2	1,4	19,2	400	III	+		+	348	37		22,6	3,7	16,5	6,1	81,3	0,75
28.	89	34,2	20,3	2,3	5,3	1,3	18,5	369	III	+		+	314	36		24,6	3,8	15,4	6,7	82,7	0,92
29.	79	30,8	25,0	2,1	4,7	1,1	17,0	252	II		+	+	213	31		23,4	3,5	15,2	6,8	80,9	0,86
30.	86	37,0	30,1	2,2	5,7	1,2	18,3	374	II	+		+	323	38		21,0	3,2	15,4	5,9	81,3	0,74

31.	89	35,1	28,4	2,2	5,7	1,3	18,5	356		III		+	+	311	41		22,8	3,7	16,2	6,2	80,2	0,82
32.	85	33,2	27,2	2,3	5,1	1,2	19,0	334		III	+		+	275	42	f	23,6	3,6	15,3	6,9	81,9	0,91
33.	92	33,5	27,2	2,3	5,8	1,3	18,0	320		III		+	+	274	44		22,4	3,8	17,3	6,8	81,1	0,85
34.	82	30,9	25,0	2,0	4,7	1,1	16,9	241	II			+	+	203	32		23,4	3,5	15,2	6,4	80,9	0,81
35.	82	31,5	25,4	2,1	5,2	1,2	17,3	263	II			+	+	227	36		23,1	3,8	16,5	6,6	80,6	0,84
36.	80	29,7	23,0	2,0	5,0	1,1	16,5	223	II			+	—	185	40	f	22,0	3,7	16,8	6,7	79,4	0,85
37.	88	31,6	25,7	2,0	5,0	1,2	17,1	263	II			+	+	221	41		24,0	3,7	15,8	6,3	81,3	0,83
38.	89	31,6	25,6	2,1	4,7	1,2	17,0	270	II		+		÷	235	35		25,5	3,8	15,1	6,7	82,5	0,90
39.	81	33,1	27,0	2,0	5,2	1,2	16,9	260	II		+		+	213	38		23,1	3,6	15,7	6,0	81,5	0,71
40.	80	28,8	23,8	1,7	4,5	1,1	14,7	159	II		+		+	133	39		24,4	3,8	15,6	5,9	82,6	0,66
41.	86	34,2	27,6	2,2	5,4	1,2	18,0	323		III		+	÷	278	39		22,2	3,5	15,7	6,4	80,7	0,82
42.	75	32,6	26,7	2,2	5,7	1,1	17,0	286		III	+		+	250	31		19,3	3,3	17,4	6,7	81,9	0,82
43.	85	33,1	27,1	2,2	5,5	1,2	18,0	328		III	+		+	281	37		21,2	3,6	16,6	6,6	81,8	0,90
44.	87	39,8	32,4	2,5	6,2	1,5	20,4	488		III	+		+	422	38		24,1	3,7	15,5	6,2	81,4	0,77
45.	90	35,3	28,1	2,1	5,8	1,3	17,0	288		III		+	+	251	34		22,5	3,6	16,4	5,9	79,6	0,65
46.	85	31,7	25,8	1,9	5,2	1,1	17,1	283	II		+		+	226	36	f	21,1	3,4	16,4	5,9	81,3	0,88
47.	76	34,0	27,2	2,4	5,7	1,3	19,0	352		III		+	+	314	33		22,8	3,8	16,7	7,0	80,0	0,89
48.	86	35,5	28,9	2,1	5,6	1,3	17,5	343		III		+	+	288	39	f	23,2	3,6	15,7	5,9	81,4	0,76
49.	87	32,0	25,9	2,2	5,0	1,2	17,5	282	II		+		+	242	37		24,1	3,7	15,6	6,8	80,9	0,86
50.	80	31,1	25,6	2,1	4,6	1,2	16,0	254	II			+	+	219	38		26,0	3,8	14,7	6,7	82,3	0,84
51.	89	39,5	32,8	2,4	6,2	1,3	22,0	618		IV		+	+	547	35		21,0	3,2	15,6	6,0	83,0	1,00
52.	90	38,8	31,8	2,3	5,8	1,3	20,3	499		IV	+		+	439	34		22,4	3,3	14,9	5,9	81,9	0,85
53.	88	37,3	31,1	2,2	5,9	1,3	19,4	431		IV	+		+	371	39		22,0	3,4	15,8	5,8	83,3	0,83
54.	84	36,4	29,3	2,4	5,6	1,3	20,5	438		IV		+	+	378	38		23,3	3,5	15,3	6,5	80,4	0,89
55.	82	35,1	28,8	2,2	5,8	1,2	17,5	351		III		+	+	307	40		20,6	3,4	16,5	6,2	82,2	0,81
56.	89	36,7	29,9	2,4	6,1	1,2	19,6	419		III	+		+	370	40		19,7	3,2	17,6	6,5	81,4	0,84
57.	87	34,1	27,7	2,3	5,4	1,2	19,0	368		III	+		+	320	34	f	22,2	3,5	15,8	6,7	81,4	0,92
58.	86	31,8	26,2	2,0	5,0	1,2	16,8	262	II			+	÷	222	35		24,0	3,7	15,7	6,2	82,3	0,81
59.	83	35,2	28,5	2,2	5,6	1,2	17,4	333		III	+		+	280	35		21,5	3,4	15,9	6,2	80,9	0,76
60.	89	36,8	30,2	2,4	5,4	1,2	20,7	461		IV	+		+	403	38		22,2	3,2	14,6	6,5	82,0	0,92
61.	80	40,8	32,8	2,9	5,8	1,4	22,3	607		IV	÷		+	545	34		24,1	3,4	14,2	7,1	80,3	0,89
62.	86	33,0	27,0	2,2	5,3	1,2	18,0	327		III	+		+	275	39		22,7	3,6	16,0	6,6	81,8	0,90
63.	88	33,7	27,0	2,3	5,6	1,2	18,3	316		III		+	—	276	35		21,4	3,5	16,6	6,8	80,1	0,82
64.	77	33,2	27,0	2,3	5,5	1,1	19,2	335		III	+		+	276	37	f	20,0	3,3	16,5	6,9	81,3	0,91
65.	86	37,8	30,8	2,3	6,3	1,4	20,0	447		III	+		+	390	34		22,2	3,7	16,6	6,0	81,4	0,82
66.	82	32,7	26,7	2,2	5,5	1,3	19,0	329		III	+		+	280	33	f	23,7	3,9	16,8	6,7	81,6	0,94

Juni 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Umf.	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	77	30,3	24,6	2,1	5,2	1,2	254	II		+		221	17,4	39		23,0	3,9	17,1	6,9	81,1	0,91
2.	86	33,8	27,6	2,2	5,3	1,2	329	II	+		+	275	18,5	37	s. f	22,6	3,5	15,6	6,5	81,6	0,85
3.	85	33,9	28,1	2,0	5,5	1,1	291	II	+		+	252	16,0	36		20,0	3,2	16,2	5,8	82,8	0,74
4.	89	37,7	27,6	2,4	5,2	1,2	386	III	+		+	322	19,5	42	f	23,0	3,1	13,7	6,3	73,2	0,72
5.	77	32,0	26,3	2,1	5,1	1,2	299	II	+		+	259	18,0	36		23,5	3,7	15,9	6,5	82,1	0,91
6.	88	33,0	26,4	2,2	5,2	1,1	324	II	+		+	278	17,6	38		21,1	3,3	15,7	6,6	80,0	0,90
7.	82	32,6	26,7	2,0	5,5	1,2	301	II	+		+	260	17,8	35	f	21,8	3,6	16,8	6,1	81,9	0,86
8.	82	31,3	25,2	2,1	5,0	1,2	272	II		+	+	232	18,0	41		24,0	3,8	15,9	6,7	79,0	0,88
9.	83	32,6	26,6	2,0	5,3	1,1	274	II		+	+	240	17,0	38	*)	20,7	3,3	16,2	6,1	81,5	0,79
10.	82	31,3	25,6	2,0	4,9	1,1	284	II	+		+	245	17,6	34	f	22,4	3,5	15,6	6,3	81,7	0,92
11.	90	31,1	25,5	2,0	4,7	1,2	280	II	+		+	240	17,4	36		25,5	3,8	15,1	6,4	81,9	0,93
12.	85	30,8	25,0	2,1	5,1	1,2	262	II		+	+	229	17,4	36		23,5	3,8	16,5	6,4	81,1	0,89
13.	87	30,4	25,0	2,5	4,9	1,1	249	II	+		+	217	16,6	35	f	22,4	3,6	16,1	6,9	82,2	0,88
14.	82	36,1	29,1	2,2	6,0	1,3	427	III	+		+	375	20,8	37		21,6	3,6	16,6	6,9	80,6	0,90
15.	82	31,5	26,1	2,0	4,9	1,1	286	II	+		+	247	18,0	38		22,4	3,4	15,5	6,9	82,8	0,91
16.	82	32,6	26,3	2,2	5,3	1,1	278	II	+		+	232	17,1	37		20,7	3,3	14,0	6,1	80,6	0,80
17.	79	33,4	27,7	2,2	5,6	1,2	349	III	+		+	304	18,8	38		21,4	3,5	16,7	6,5	82,9	0,93
18.	83	33,6	27,6	2,1	5,2	1,1	403	III	+		+	334	20,3	37	f	21,1	3,2	15,4	6,5	82,1	1,06
19.	79	30,3	25,1	2,3	5,2	1,2	233	II	+		+	202	17,5	35	Hecht	23,0	3,9	17,1	6,9	82,8	0,83
20.	90	37,1	30,4	2,0	5,4	1,1	377	III	+		+	322	18,0	41		20,3	2,9	14,5	6,1	81,9	0,73
21.	85	30,0	24,5	2,4	4,8	1,1	243	II		+		212	17,2	38	f	22,9	3,6	16,0	6,6	81,6	0,90
22.	88	33,7	27,8	2,4	5,7	1,2	338	III	+		+	287	18,8	41	f	21,0	3,5	16,9	7,1	82,4	0,88
23.	80	35,7	29,4	2,2	5,7	1,2	399	III		+	+	346	19,6	37	f	21,0	3,3	15,9	6,7	82,3	0,87
24.	84	31,9	26,1	2,2	5,3	1,1	327	II	+		+	277	19,1	38		20,7	3,4	16,6	6,8	81,8	1,00
25.	82	32,7	26,7	2,1	5,0	1,2	306	II		+		267	17,5	40		24,0	3,3	15,2	6,7	81,6	0,87
26.	90	33,0	26,6	2,0	5,3	1,1	295	II		+		257	17,3	39		20,7	3,3	16,0	6,3	80,6	0,82
27.	92	31,9	26,7	2,1	5,2	1,1	260	II		+		220	16,5	38		23,0	3,4	16,3	6,2	83,6	0,80
28.	75	32,0	26,1	2,1	5,4	1,2	267	II		+		233	17,0	35		22,2	3,7	16,8	6,5	81,5	0,81

29.	79	31,1	25,5	2,1	5,1	1,1	263		II	+		+	227	16,6	36	·	21,5	3,5	16,3	6,7	81,9	0,87
30.	85	33,3	28,0	2,1	5,2	1,1	303		II		+	+	266	10,5	40		21,1	3,3	15,6	6,3	84,0	0,82
31.	87	33,7	27,7	2,1	5,4	1,2	301		II	+		+	255	17,0	37	f	22,0	3,5	16,0	6,2	82,1	0,78
32.	80	30,8	24,9	2,2	5,2	1,1	264		II		+		226	17,3	39	f	21,1	3,5	16,8	6,8	80,8	0,90
33.	90	35,0	28,8	2,2	5,1	1,1	336		II		+	+	287	17,7	39	f	21,5	3,1	14,5	6,2	82,2	0,78
34.	85	33,3	27,3	2,2	5,7	1,3	319		II		+	+	272	17,3	37	f	22,8	3,9	17,1	6,6	81,9	0,86
35.	79	32,7	26,2	2,1	5,5	1,1	300		II	+		+	252	17,0	36	f	20,0	3,3	16,8	6,4	80,1	0,85
36.	82	29,9	23,2	2,2	5,0	1,1	250		II		+	+	212	16,8	36	f	22,0	3,6	16,7	7,3	77,5	0,93
37.	90	32,6	26,6	2,4	5,2	1,2	350		II	+		+	294	19,0	40	f	23,0	3,6	15,9	7,3	81,5	1,01
38.	97	35,4	28,9	2,4	5,6	1,1	418	III		+		+	361	20,1	34	f	19,6	3,1	15,8	6,7	81,6	0,93
39.	80	33,7	27,3	2,3	5,7	1,3	370	III			+	+	320	19,4	35	f	22,8	3,8	16,9	6,8	81,0	0,96
40.	91	32,6	26,4	2,1	5,0	1,2	271		II		+	+	234	16,4	39	f	24,0	3,6	15,3	6,4	80,9	0,78
41.	85	31,8	27,1	2,1	5,5	1,1	321		II		+	+	383	18,4	33	**) f	20,0	3,4	17,2	6,6	85,2	0,99
42.	85	37,3	30,5	2,3	6,0	1,2	390	III			+	+	344	18,2	40	Hecht	20,0	3,2	16,0	6,1	81,7	0,75
43.	80	30,8	24,4	2,0	4,9	1,0	214		II		+	+	184	15,7	36	f	20,4	3,2	15,9	6,4	79,2	0,73
44.	82	31,5	26,0	2,1	5,2	1,1	292	III			+	+	252	18,0	40	f	21,1	3,4	16,5	6,6	82,5	0,93
45.	92	39,8	32,9	2,4	6,1	1,2	467		II	+		+	397	19,4	41	f	19,6	3,0	15,3	6,0	82,6	0,74
46.	81	31,0	25,3	2,0	5,0	1,2	305		II		+	+	260	18,7	37	f	24,0	3,8	16,1	6,4	81,6	1,02
47.	92	36,9	29,8	2,2	5,7	1,3	408	III			+	+	352	19,2	39	f	22,8	3,5	15,4	5,9	80,7	0,81
48.	82	39,7	32,7	2,4	6,5	1,3	526	III		+		+	450	20,6	39	f	20,0	3,2	16,3	6,0	82,3	0,84
49.	88	40,6	33,6	2,2	6,3	1,2	536	III		+		+	426	21,4	41	***) f	13,0	2,9	15,5	5,4	82,7	0,80
50.	81	31,5	25,9	2,0	5,1	1,2	292		II		+	+	253	17,1	36	f	23,5	3,8	16,1	6,3	80,1	0,93
51.	91	32,8	27,2	2,1	5,4	1,1	267		II		+	+	232	16,2	39		20,3	3,3	16,4	6,4	82,9	0,75
52.	85	35,3	29,0	2,3	5,3	1,2	402	III		+		+	350	18,6	38	f	22,6	3,4	15,0	6,5	82,1	0,91
53.	95	39,6	33,4	2,4	6,7	1,4	487	III			+	+	418	20,1	37	f	20,8	3,5	16,9	6,0	84,3	0,78
54.	86	37,1	30,1	2,2	5,8	1,2	397	III		+		+	340	18,3	40	f	20,6	3,2	15,6	5,9	81,1	0,77
55.	91	36,3	29,9	2,3	5,0	1,1	383		III	+		+	350	20,3	37	****) f	22,0	3,0	13,7	6,3	82,3	0,80
56.	83	32,3	27,6	2,1	5,2	1,0	327		II	+		+	276	17,7	37	f	19,2	3,0	16,0	6,5	85,4	0,97
57.	88	34,0	27,7	2,1	5,2	1,2	306		II		+	+	263	16,8	39	f	23,0	3,5	15,2	6,1	81,4	0,77

*) Bis auf Brustflossen alle Flossen beschädigt
**) Flossen alle beschädigt
***) Gonadenentzündung
****) kleiner Kopf

Juli 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	K = $\frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	91	40,0	32,3	2,4	6,1	1,3	19,4	466	III		+	+	415	35		21,3	3,2	15,2	6,0	80,7	0,72
2.	80	31,7	25,8	2,0	5,2	1,1	17,0	266	II		+	+	236	32		21,1	3,4	16,4	6,3	81,3	0,83
3.	87	32,6	26,9	2,1	5,3	1,1	16,4	296	II		+	+	254	37		20,7	3,3	16,2	6,4	82,5	0,85
4.	87	35,6	29,3	2,3	5,3	1,1	20,3	429	III		+	+	353	38	f	20,7	3,0	14,8	6,4	82,3	0,95
5.	84	31,7	25,7	2,1	5,2	1,1	16,5	268	II	+		+	232	34	f	21,1	3,4	16,4	6,6	81,0	0,84
6.	83	34,0	27,9	2,1	5,0	1,2	17,6	322	II		+	+	277	38	f	24,0	3,5	14,7	6,1	82,0	0,81
7.	87	32,8	27,1	2,1	5,2	1,2	17,3	309	II		+	+	268	39	f	23,0	3,6	15,8	6,4	82,6	0,87
8.	86	34,2	28,4	2,1	5,3	1,1	18,6	366	III	+		+	312	40	f	20,7	3,2	15,4	6,1	83,0	0,91
9.	90	32,0	25,8	2,0	5,4	1,2	16,8	273	II		+	+	239	33	f	22,2	3,7	16,8	6,2	80,6	0,83
10.	82	32,0	26,8	2,1	5,5	1,2	16,3	272	II		+	+	230	36	f	21,8	3,7	17,1	6,5	83,7	0,83
11.	82	35,4	28,9	2,3	5,8	1,2	19,7	402	III		+	+	355	34	f	20,6	3,3	16,3	6,4	81,6	0,90
12.	88	29,4	24,2	1,9	4,4	1,0	15,5	208	I+	+		—	176	34	f	22,7	2,9	14,9	6,4	82,3	0,81
13.	81	34,1	28,0	2,0	5,3	1,1	17,5	295	II	+		+	247	42	f	20,7	3,2	15,5	5,8	82,1	0,74
14.	79	31,4	25,6	2,0	5,2	1,1	18,4	304	II		+	+	261	38	f	21,1	3,5	16,5	6,3	81,5	0,98
15.	85	32,0	26,2	2,0	5,0	1,1	17,0	271	II		+	+	237	34	f	22,0	3,4	15,6	6,2	81,8	0,82
16.	80	33,4	27,6	2,1	5,2	1,3	17,6	311	II		+	+	256	35	f	25,0	3,8	15,5	6,2	82,6	0,83
17.	83	38,5	31,8	2,5	6,0	1,3	20,6	521	III	+		+	444	39	f	21,6	3,3	15,5	6,4	82,5	0,91
18.	83	34,3	28,0	2,3	5,3	1,2	19,5	368	III		+	+	303	35	f	22,6	3,4	15,4	6,7	81,6	0,91
19.	86	32,6	26,6	2,0	5,2	1,2	16,2	291	II	+		+	241	41	f	23,0	3,6	15,9	6,1	81,5	0,83
20.	75	32,7	27,1	2,2	4,9	1,1	19,0	384	II	+		+	296	32	f	22,4	3,3	14,9	6,7	82,8	0,99
21.	85	30,8	25,1	2,1	5,2	1,1	17,0	253	II		+	+	224	36	f	21,1	3,5	16,8	6,8	81,4	0,86
22.	82	32,0	26,3	2,2	5,1	1,2	18,9	338	II	+		+	289	35	f	23,5	3,7	15,9	6,8	82,1	1,03
23.	83	34,1	28,1	2,3	5,5	1,2	17,2	308	II		+	+	276	39	f	21,8	3,5	16,1	6,7	82,4	0,77
24.	75	31,4	25,4	2,1	5,5	1,1	18,8	294	II	+		+	242	36	f	20,0	3,5	17,5	6,6	80,8	0,94
25.	86	35,0	29,1	2,1	5,4	1,2	18,4	364	III	+		+	303	39	f	22,2	3,4	15,4	6,0	83,1	0,84
26.	82	36,2	30,5	2,3	5,8	1,2	22,2	545	III	+		+	473	35	f	20,6	3,3	16,0	6,3	84,2	1,14
27.	87	36,6	30,4	2,3	5,9	1,1	21,1	469	III	+		+	398	37	f	18,6	3,0	16,1	6,2	83,0	0,95
28.	81	32,5	26,7	2,1	5,6	1,2	18,7	325	II		+	+	284	36	f	21,4	3,6	17,2	6,4	82,1	0,94
29.	83	30,8	25,6	2,0	5,1	1,1	17,3	260	II	+		+	215	39	f	21,5	3,5	16,5	6,4	83,1	0,88
30.	89	32,8	26,9	2,0	5,7	1,2	18,2	308	II	+		+	258	42	f	21,0	3,6	17,3	6,0	82,0	0,87
31.	90	36,2	30,1	2,2	5,5	1,2	19,7	433	III	+		+	359	38	f	21,8	3,3	15,1	6,0	83,1	0,91
32.	87	32,8	26,3	2,2	5,0	1,1	18,1	321	II		+	+	279	39		22,0	3,3	15,2	6,7	81,9	0,90
33.	78	32,7	26,4	2,1	5,0	1,2	16,7	280	II		+	—	243	37		24,0	3,6	15,2	6,4	80,7	0,80

34.	83	30,4	25,2	2,0	4,9	1,0	16,8	254		II		+	+	215	35		f	20,4	3,2	16,1	6,5	82,8	0,90
35.	83	31,4	26,1	2,2	5,3	1,1	17,9	298		II	±		+	245	38		f	20,7	3,5	16,8	7,0	83,1	0,96
36.	82	30,2	24,9	2,1	4,7	1,1	17,2	253	II		+		+	269	37		f	23,4	3,6	15,5	6,9	82,4	0,91
37.	84	32,6	26,7	2,0	5,3	1,1	18,5	334	II		+		+	275	35		f	20,7	3,3	16,2	6,1	81,3	0,96
38.	84	31,0	25,8	2,0	5,0	1,1	17,1	270	II		+		+	231	33		f	22,0	3,5	16,1	6,4	83,2	0,90
39.	84	31,2	25,9	2,1	5,0	1,2	17,5	297	II		+	+)	+	257	35		f	24,0	3,5	16,1	6,7	83,0	0,97
40.	88	37,3	30,7	2,5	5,3	1,1	20,2	511		III		+	+	448	39		f	20,7	2,9	14,2	6,7	82,3	0,98
41.	85	34,9	27,9	2,4	5,3	1,1	20,0	391		III	+		+	323	39		f	20,7	3,1	15,1	6,8	79,9	0,91
42.	81	30,6	25,0	2,0	5,1	1,1	17,5	264	II			+	+	220	34		f	21,5	3,5	16,6	6,5	81,6	0,92
43.	82	30,7	24,8	2,2	5,3	1,0	17,9	279	II			+	+	243	37			18,8	3,2	17,2	7,1	80,7	0,96
44.	83	30,9	25,7	2,1	5,3	1,2	17,3	302	II		+		+	252	40	[1])	f	22,6	3,8	17,1	6,7	83,1	1,02
45.	84	31,8	26,3	2,2	5,1	1,0	17,0	286	II		+		+	242	38			19,6	3,1	16,0	6,9	82,7	0,88
46.	83	31,2	25,4	2,0	5,6	1,1	16,4	249	II			+	+	222	39		f	19,6	3,5	17,9	6,4	81,4	0,81
47.	83	32,5	26,8	1,9	5,3	1,1	17,0	271	II			+	+	228	39		f	20,7	3,3	16,3	5,8	82,4	0,78
48.	88	33,0	27,4	2,3	5,3	1,2	17,0	303	II			+	+	270	36		f	22,6	3,6	16,0	6,9	83,0	0,84
49.	82	33,4	27,3	2,1	5,0	1,1	17,9	319	II		+		+	269	37		f	22,0	3,2	14,9	6,2	81,7	0,85
50.	81	34,7	28,3	2,0	5,8	1,1	17,6	325	II			+	+	277	38		f	18,9	3,1	16,7	5,7	81,5	0,77
51.	86	32,9	26,9	2,1	5,2	1,2	16,9	277	I			+	+	246	40	[3])		23,0	3,6	15,8	6,3	81,7	0,77
52.	75	32,4	26,3	2,1	5,2	1,2	17,6	288	II			+	+	250	37		f	23,0	3,7	16,0	6,4	81,1	0,84
53.	84	31,8	25,8	2,0	5,5	1,2	16,7	286	II			+	+	249	39		f	21,8	3,7	17,2	6,2	81,1	0,88
54.	87	32,9	27,0	2,1	5,5	1,2	17,7	314	II		+		+	259	32		f	21,8	3,6	16,7	6,3	82,0	0,88
55.	88	34,0	27,8	2,1	5,4	1,1	17,7	317	II			+	+	274	35		f	20,3	3,2	15,8	6,1	81,7	0,80
56.	84	34,3	28,7	2,2	5,5	1,2	18,5	368		III		+	+	319	33		f	21,8	3,4	16,0	6,4	83,6	0,91
57.	80	35,7	29,4	2,2	5,4	1,2	17,9	348		III		+	+	305	38		f	22,2	3,3	15,1	6,1	82,3	0,76
58.	78	33,2	27,4	2,3	5,3	1,2	18,8	368		III	+		+	310	34		f	22,6	3,6	15,9	6,9	82,5	1,00
59.	83	33,9	28,3	2,2	5,5	1,1	18,0	355		III		+	+	307	41		f	20,0	3,2	16,2	6,4	83,4	0,91
60.	85	31,2	25,3	2,0	4,9	1,1	16,5	243	II			+	+	218	32		f	22,4	3,5	15,7	6,4	81,0	0,80
61.	81	36,0	29,1	2,1	5,4	1,2	16,4	324	II			+	+	279	41		f	22,2	3,3	15,0	5,8	80,0	0,69
62.	89	32,4	26,7	2,0	5,2	1,2	17,9	301	II		+		+	256	38		f	23,0	3,7	16,0	6,1	82,4	0,88
63.	80	33,6	27,1	2,1	5,3	1,2	17,3	301	II			+	+	267	39		f	22,6	3,5	15,7	6,2	80,6	0,79
64.	89	35,0	29,1	2,3	5,4	1,2	19,8	395		III	+		+	327	39		f	22,2	3,4	15,4	6,5	83,1	0,92
65.	91	34,6	28,7	2,2	5,1	1,1	18,2	348	II			+	+	300	41		f	21,5	3,1	14,7	6,3	82,9	0,84
66.	87	36,0	29,4	2,1	5,6	1,1	17,4	348		III		+	+	298	37		f	19,6	3,0	15,5	5,8	81,6	0,74
67.	82	34,6	28,2	2,3	5,5	1,1	17,5	349		III		+	+	308	36		f	20,0	3,1	15,8	6,6	81,5	0,84
68.	81	31,3	25,2	2,1	5,0	1,1	17,3	264	II			+	+	214	34	[2])	f	22,0	3,5	15,9	6,7	80,5	0,86
69.	88	32,3	26,3	2,1	5,3	1,1	16,8	282	II			+	+	253	38		f	20,7	3,4	16,4	6,5	81,4	0,83
70.	77	35,0	28,6	2,2	5,4	1,2	18,7	366		III	+		+	309	34		f	22,2	3,4	15,4	6,2	81,7	0,85

[1]) Zwitterbildung

[2]) Schwanzflosse leicht beschädigt

[3]) Eingeweideentz

August 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	84	34,3	28,6	2,2	5,3	1,2	17,0	329	II		+	+	278	39	f	22,6	3,4	15,4	6,4	83,3	0,81
2.	82	35,3	28,7	2,1	5,3	1,2	18,9	371	II	+		+	310	40		22,6	3,3	15,0	5,9	81,3	0,84
3.	81	37,1	30,2	2,3	6,3	1,3	20,0	431	III	+		+	358	38	f	20,6	3,5	16,9	6,1	81,4	0,84
4.	82	33,0	26,9	2,0	5,2	1,2	17,6	303	II		+	+	264	32	f	23,0	3,6	15,7	6,0	81,5	0,84
*5.		32,7	26,3	2,2	5,4	1,2	17,4	321	II		+	+	283	42	f	22,2	3,6	16,5	6,7	80,4	0,91
6.	95	33,9	28,1	2,1	5,4	1,2	18,2	356	II	+		+	300	36		22,2	3,5	15,9	6,1	82,8	0,91
7.	75	36,8	30,6	2,4	5,6	1,3	19,7	465	III	+		+	404	40		23,2	3,5	15,2	6,5	83,1	0,93
8.	86	34,2	27,9	2,2	5,4	1,2	17,7	357	II		+	+	318	37	f	22,2	3,5	15,7	6,4	81,5	0,89
9.	79	34,1	27,8	2,3	5,6	1,1	18,6	379	II	+		+	321	41	f	19,6	3,2	16,4	6,7	81,5	0,95
10.	80	37,8	31,3	2,2	6,0	1,3	20,8	502	III	+		+	419	38		21,6	3,4	15,8	5,8	82,8	0,92
11.	84	32,7	26,4	2,1	5,4	1,1	16,9	313	II		+	+	275	39	f	20,3	3,3	16,5	6,4	80,7	0,89
12.	92	37,4	30,4	2,3	6,1	1,3	20,0	478	III		+	+	416	35	f	21,3	3,4	16,3	6,1	81,2	0,91
13.	77	39,3	32,6	2,2	6,1	1,2	19,0	474	III		+	+	419	40	f	19,6	3,0	15,5	5,5	82,9	0,78
14.	81	32,3	26,7	1,9	5,2	1,0	16,2	263	II		+	+	222	41	f	19,2	3,0	16,0	5,8	82,6	0,78
15.	79	36,7	30,3	2,2	5,6	1,3	18,5	441	III	+		+	373	40	f	23,2	3,5	15,2	5,9	82,5	0,89
16.	83	33,9	27,4	2,2	5,7	1,2	18,5	346	II	+		+	289	37	f	21,0	3,5	16,8	6,4	80,8	0,88
17.	89	35,7	29,4	2,2	5,2	1,2	20,4	423	III	+		+	366	33	f	23,0	3,3	14,5	6,1	82,3	0,92
18.	87	38,0	31,6	2,3	6,1	1,2	20,7	511	III	+		+	434	41	f	19,6	3,1	16,0	6,0	83,1	0,93
19.	81	35,6	29,3	2,4	5,3	1,2	19,8	446	III		+	+	386	37	f	22,6	3,3	14,8	6,7	82,3	0,98
20.	81	35,6	29,5	2,2	5,8	1,2	19,0	364	III		+	+	311	36	f	20,6	3,3	16,2	6,1	82,8	0,80
21.	81	35,1	29,1	2,1	5,5	1,2	18,6	361	III	+		+	300	39	f	21,8	3,4	14,4	5,9	82,9	0,83
22.	81	35,6	29,2	2,0	5,4	1,1	18,9	373	III		+	+	317	35	f	20,3	3,0	15,1	5,6	82,0	0,82
23.	88	37,5	31,2	2,4	6,1	1,2	20,0	450	III		+	+	390	40	f	19,6	3,2	16,2	6,4	83,2	0,85
24.	86	36,7	29,7	2,1	6,1	1,2	18,3	383	III		+	+	322	39	f	19,6	3,2	16,6	5,7	80,9	0,77
25.	87	33,4	27,3	2,0	5,1	1,2	17,2	300	II	+		+	245	38	f	23,5	3,5	15,2	5,9	81,7	0,80
26.	81	34,1	28,0	2,1	5,2	1,2	17,5	327	II		+	+	282	34	f	23,0	3,5	15,2	6,1	82,1	0,82
27.	92	39,2	32,0	2,1	6,3	1,2	19,0	421	III		+	+	361	39	f	19,0	3,0	16,0	5,3	81,6	0,69
28.	87	35,4	29,4	2,2	5,4	1,1	18,2	335	II		+	+	286	40	f	20,3	3,1	15,2	6,2	83,0	0,75
29.	77	33,3	27,0	2,1	5,3	1,2	19,0	337	II		+	+	287	34	f	22,6	3,6	15,9	6,3	81,0	0,91

30.	80	35,3	28,8	2,2	5,9	1,2	18,2	367	III			+	+	316	43	f	20,3	3,3	16,7	6,2	81,5	0,83
31.	85	35,7	29,3	2,3	5,8	1,2	20,0	406	III		+		+	340	37	f	20,6	3,3	16,2	6,4	82,0	0,89
32.	76	37,8	31,2	2,5	6,2	1,2	21,2	501	III		+		+	419	38	f	19,3	3,1	16,4	6,6	82,5	0,92
33.	83	35,3	28,6	2,0	5,5	1,2	19,8	385	III		+		+	308	35	f	21,8	3,3	15,5	5,6	81,0	0,87
34.	82	33,9	27,4	2,1	5,6	1,1	17,0	303		II		+	+	267	37	f	19,6	3,2	16,5	6,1	80,8	0,77
35.	75	35,9	29,2	2,4	5,8	1,2	19,4	424	III			+	+	370	38	f	20,6	3,3	16,1	6,6	81,3	0,91
36.	82	35,1	28,9	2,2	5,4	1,2	18,0	382		II	+		+	313	38		22,2	3,4	15,3	6,2	82,3	0,88
37.	76	38,2	31,1	2,3	5,8	1,3	19,5	470	III		+		+	387	38	f	22,4	3,4	15,1	6,0	81,4	0,84
38.	94	36,6	30,1	2,3	5,6	1,2	20,8	443	III		+		+	370	42	f	21,4	3,2	15,3	6,2	82,2	0,90
39.	80	36,4	30,0	2,1	5,8	1,1	19,0	380	III			+	+	330	41	f	18,9	3,0	15,9	5,7	81,9	0,78
40.	79	33,3	27,7	2,1	5,5	1,1	17,5	333		II	+		+	282	35	f	20,0	3,3	16,5	6,3	83,1	0,90
41.	83	31,6	26,0	2,0	5,2	1,1	17,0	278		II		+	+	242	40	f	21,1	3,4	16,4	6,3	82,2	0,88
42.	83	35,7	29,6	2,0	5,3	1,1	17,9	369		II	+		+	300	38	f	20,7	3,0	14,8	5,6	82,9	0,81
43.	85	34,9	28,4	2,0	5,5	1,2	18,0	359		II		+	+	312	39	f	21,8	3,4	15,7	5,7	81,3	0,84
44.	84	35,2	28,8	2,1	5,9	1,1	17,5	336		II	+		+	281	34	f	18,6	3,1	16,7	5,9	81,8	0,77
45.	90	33,6	27,5	1,9	5,2	1,1	16,7	275		II		+	+	244	38	f	21,1	3,2	15,4	5,6	81,8	0,72
46.	87	33,1	26,8	2,0	5,5	1,2	17,6	306		II	+		+	248	36	f	21,8	3,6	16,6	6,0	80,9	0,84
47.	77	34,4	27,5	2,2	5,3	1,2	18,1	343		II		+	+	300	36	f	22,6	3,4	15,4	6,3	79,9	0,84
48.	89	35,4	28,4	2,1	5,9	1,2	19,2	372		II	+		+	295	39	f	20,3	3,3	16,6	5,9	80,2	0,83
49.	83	31,8	26,2	1,9	5,0	1,0	16,5	262		II	+		—	225	37	f	20,0	3,1	15,7	5,9	82,3	0,81
50.	89	36,5	29,9	2,3	5,5	1,1	19,6	423	III		+		+	353	35	f	20,0	3,0	15,0	6,3	81,9	0,86
51.	91	36,5	30,2	2,3	5,5	1,2	19,0	365		II		+	+	319	37	f	20,7	3,2	15,0	6,3	82,7	0,75
52.	93	39,8	32,6	2,1	6,0	1,1	19,7	487	III		+		+	414	38	f	18,3	2,7	15,0	5,2	81,9	0,77
53.	82	33,3	27,4	2,0	5,3	1,1	15,9	276		II		+	—	243	36	f	20,7	3,3	15,9	6,0	82,2	0,74
54.	84	36,0	29,7	2,1	5,8	1,2	19,3	406	III			+	+	349	35	f	20,6	3,3	16,1	5,8	82,5	0,87
55.	80	34,2	27,7	2,2	6,0	1,2	19,3	369		II	+		+	300	40	f	20,0	3,5	17,5	6,4	80,9	0,92
56.	87	33,1	26,9	2,2	5,5	1,2	18,0	324		II		+	+	280	36	f	21,8	3,6	16,6	6,6	81,2	0,89
57.	91	37,0	30,3	2,1	5,5	1,2	18,1	410	III		+		+	354	37	f	21,8	3,2	14,8	5,6	81,8	0,80
58.*)		32,0	26,7	2,1	5,3	1,1	16,8	266		II		+	+	232	35	f	20,7	3,4	16,5	6,5	83,4	0,81
59.	90	37,6	31,0	2,1	5,9	1,2	19,2	412	III		+		+	344	35	f	20,3	3,1	15,6	5,5	82,4	0,77
60.	85	34,9	29,0	2,1	5,4	1,1	19,0	366		II	+		+	321	34	f	20,3	3,1	15,4	6,0	83,0	0,86
61.**)	75	33,4	27,0	2,1	5,3	1,1	17,4	317		II		+	+	263	34	f	20,7	3,2	15,8	6,2	80,8	0,85
62.	88	35,2	28,7	2,1	5,3	1,2	17,4	341		II	+		+	284	40	f	22,6	3,4	15,0	5,9	81,5	0,78
63.	79	35,3	29,2	2,1	5,5	1,2	17,7	339		II		+	+	292	36	f	20,7	3,3	15,5	5,9	82,7	0,77
64.	84	34,1	27,8	2,2	5,7	1,1	19,5	362		II	+		+	300	36	f	19,2	3,2	16,7	6,4	81,5	0,91

*) Seitenlinie verkrüppelt

**) Maul verkrüppelt

September 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	94	38,6	32,4	2,2	5,9	1,2	18,6	458	III	+		+	377	41	f	20,3	3,1	15,2	5,6	83,9	0,79
2.	83	40,4	33,2	2,3	5,6	1,3	20,3	537	III	-		+	455	40	f	23,2	3,2	13,8	5,6	82,1	0,81
3.	89	38,6	32,0	2,3	6,1	1,3	20,4	526	III		+	+	420	38	f	21,3	3,3	15,8	5,9	82,9	0,91
4.	98	40,4	33,0	2,3	6,2	1,2	20,7	499	III		+	+	439	41	f	19,3	2,9	15,3	5,6	81,6	0,75
5.	87	37,5	30,4	2,1	5,8	1,3	19,2	443	III	+		+	374	36	f	22,4	3,4	15,4	5,6	81,0	0,84
6.	82	39,2	31,9	2,1	6,3	1,2	20,6	498	III	+		+	397	34	f	19,0	3,0	16,0	5,3	81,3	0,82
7.	88	38,0	31,2	2,3	6,0	1,3	19,9	466	III		+	+	390	39	f	21,6	3,4	15,7	6,0	82,1	0,84
8.	83	37,0	30,5	2,2	6,0	1,1	19,5	432	III	+		+	344	42	f	18,3	2,9	16,2	5,9	82,4	0,85
9.	89	37,0	30,2	2,3	5,7	1,1	20,7	464	III		+	+	381	39	f	19,2	2,9	15,4	6,2	81,6	0,91
10.	90	42,2	33,6	2,4	7,0	1,4	21,0	601	III		+	+	543	38	f	20,0	3,3	16,5	5,6	79,6	0,79
11.	90	39,6	32,1	2,3	6,2	1,3	211	486	III		+	+	425	38	f	20,9	3,2	15,6	5,8	81,0	0,78
12.	91	36,4	29,6	2,0	5,8	1,1	18,8	396	II	-		+	318	41	f	18,9	3,0	15,9	5,4	81,3	0,82
13.	83	34,1	27,4	2,1	5,4	1,1	17,5	297	II		+	+	255	36	f	20,3	3,2	15,8	6,1	80,3	0,74
14.	86	37,3	30,7	2,2	5,9	1,1	18,8	496	II		+	+	350	35	f	18,6	2,9	15,8	5,8	82,3	0,76
15.	92	35,1	29,3	2,2	5,3	1,2	18,7	388	II		+	-	342	32	f	22,6	3,4	15,0	6,2	83,4	0,89
16.	79	36,0	29,3	2,0	6,1	1,2	18,7	384	II		+	-	325	38	f	19,6	3,3	16,9	5,5	81,3	0,82
17.	90	33,3	27,2	2,3	5,4	1,1	17,3	327	II	+		+	278	40	f	20,3	3,3	16,2	6,9	81,6	0,88
18.	86	36,7	29,8	2,1	5,7	1,1	18,4	368	II		+	+	322	36	f	19,2	2,9	15,5	5,7	81,1	0,74
19.	90	35,5	29,1	2,1	5,7	1,1	16,7	327	II		+	-	289	39	f	19,2	3,0	16,0	5,9	81,9	0,73
20.	91	37,4	31,0	2,3	5,8	1,2	17,9	408	II		+	+	368	40	f	20,6	3,2	15,5	6,1	82,8	0,77
21.	79[1]	34,5	28,2	2,2	5,3	1,2	16,8	288	II		+	-	256	37	f	22,6	3,4	15,3	6,3	81,7	0,67
22.	88[2]	33,4	26,4	2,0	4,9	1,0	17,4	302	II		+	+	260	40	f	20,4	2,9	14,6	5,9	79,0	0,81
23.	92	36,9	30,7	2,1	6,4	1,4	17,9	408	II		+	+	362	39		21,8	3,7	17,3	5,6	83,1	0,81
24.	77	33,8	27,5	2,1	5,0	1,2	17,3	307	II	+		-	253	35	f	24,0	3,5	14,8	6,2	81,3	0,79
25.	87[3]	36,7	30,1	2,0	5,8	1,1	18,5	389	II		-	-	333	43	f	18,9	2,9	15,8	5,4	82,0	0,78
26.	81	36,0	29,4	2,1	5,8	1,1	18,0	359	II	+		-	299	34		18,9	3,0	16,1	5,8	81,6	0,76
27.	84[4]	31,7	29,2	2,1	5,3	1,1	18,0	308	II	-		-	251	37	f	20,7	3,4	16,7	6,6	92,1	0,96
28.	79	33,4	26,9	2,2	5,5	1,3	17,7	311	II		-	-	276	36	f	23,6	3,8	16,4	6,5	80,5	0,83
29.	79	34,9	29,6	2,1	5,6	1,2	17,8	338	II		-	-	295	39	f	21,4	3,4	16,0	6,0	84,8	0,79

30.	87	36,3	29,9	2,2	6,2	1,2	18,8	382		II		+	⊹	341	36	f	19,3	3,3	17,0	6,0	82,3	0,79
31.	86	34,6	28,4	2,2	5,5	1,1	18,5	346		II		+	+	292	43	f	20,0	3,1	15,8	6,3	82,0	0,83
32.	85	33,3	27,0	2,1	5,6	1,2	18,0	324		II		+	+	277	35	f	21,4	3,6	16,8	6,3	81,0	0,87
33.	89	39,9	32,2	2,5	6,1	1,2	21,8	551	III			+	. .	494	35	f	19,6	3,0	15,2	6,2	80,7	0,86
34.	85	31,4	25,6	1,9	4,9	0,9	14,9	219		I	⊹			187	34	f	18,3	2,8	15,6	6,0	81,5	0,70
35.	85	29,1	23,6	1,7	4,8	0,9	14,5	170		I	+			150	33	f	18,7	3,0	16,4	5,8	81,0	0,68
36.	80	26,1	21,0	1,7	4,6	0,9	14,5	137		I	+			124	41	f	19,5	3,4	17,6	6,5	80,4	0,77
37.	90	48,4	39,7	3,2	8,3	1,6	29,0	1245	IV		⊹			1105	32	f	19,3	3,3	17,1	6,6	82,0	1,09
38.	86	27,8	31,3	2,4	6,5	1,3	20,2	508	III		⊹			408	36	f	20,0	3,4	17,1	6,3	82,8	0,94
39.	92	39,0	32,4	2,3	6,6	1,3	2,00	534	III		+			434	45		19,6	3,3	16,9	5,8	83,0	0,90
40.	92	36,1	29,8	2,2	5,6	1,1	19,6	405		II		⊹		346	38	f	19,6	3,0	15,5	6,0	82,5	0,86
41.	91	36,3	30,1	2,2	6,0	1,1	19,2	372		II	⊹			308	35	f	18,3	3,0	16,5	6,0	82,9	0,77
42.	84	36,9	30,8	2,2	6,1	1,2	18,7	371		II		⊹		330	39	f	19,6	3,2	16,5	5,9	83,4	0,73
43.	85	34,9	28,9	2,2	6,0	1,1	18,6	347		II	+			289	42	f	18,3	3,1	17,1	6,3	82,8	0,81
44.	84	33,4	27,5	2,2	5,5	1,1	18,2	316		II		+		277	34	f	20,0	3,2	16,4	6,5	82,3	0,84
45.	82	33,6	28,1	2,0	5,8	1,2	17,4	310		II		+		274	36	f	20,6	3,5	17,2	5,9	83,6	0,81
46.	83	34,9	28,6	2,2	5,7	1,1	17,8	331		II		+		289	34	f	19,2	3,1	16,3	6,3	81,9	0,77
47.	84	35,8	29,5	2,2	5,9	1,2	18,5	384		II		+		333	39	f	20,3	3,3	16,4	6,1	82,4	0,83
48.	78	32,4	25,9	2,2	5,8	1,3	18,2	296		II		⊹		261	33	f	22,4	4,0	17,9	6,7	79,9	0,87
49.	85	36,2	29,6	2,3	6,0	1,2	19,4	399		II	⊹			321	37	f	20,0	3,3	16,5	6,3	81,7	0,84
50.	88	34,5	28,3	2,1	5,5	1,1	16,9	305		II		⊹		262	35	f	20,0	3,1	15,9	6,0	82,0	0,74
51.	82	33,7	27,0	2,0	5,4	1,1	16,7	274		II		⊹		240	37	f	20,3	3,2	16,0	5,9	80,1	0,71
52.	88	38,7	32,2	2,4	5,9	1,1	19,6	508	III		⊹			442	35		18,6	2,8	15,2	6,2	81,1	0,87
53.	92	38,8	32,5	2,2	6,0	1,1	19,8	512	III		⊹			414	38	f	18,6	2,8	15,4	5,6	83,7	0,87
54.	92	41,6	34,6	2,4	6,5	1,3	22,8	727	III		+			609	39		20,0	3,1	15,6	5,7	83,1	1,00
55.	88	36,1	30,0	2,4	5,7	1,2	20,5	498	III		⊹			402	36		21,0	3,3	15,7	6,6	83,1	1,05
56.	85	36,9	30,4	2,3	5,9	1,2	19,6	450		II +		+		390	38	f	20,3	3,2	15,9	6,2	82,3	0,89
57.	89	37,5	30,9	2,1	5,9	1,1	19,2	432		II +	+			351	40	f	18,6	2,9	15,7	5,6	82,4	0,81
58.	83	37,7	31,0	2,3	6,3	1,2	17,8	417		II +		⊹		350	37	f	19,0	3,1	16,7	6,1	82,2	0,77
59.	85	35,4	29,4	2,0	5,8	1,1	16,9	319		II		⊹		277	43	f	18,9	3,1	16,3	5,6	83,0	0,73
60.	83	35,8	29,4	2,1	5,7	1,1	17,0	336		II		⊹		303	38	f	19,2	3,0	15,9	5,8	82,1	0,73
61.	90	33,0	26,6	2,3	5,2	1,0	17,8	305		II		+		262	37	f	19,2	3,0	15,7	6,9	80,6	0,84
62.	87	34,4	28,8	2,2	5,6	1,1	17,7	327		II		+		283	33	f	19,6	3,1	16,2	6,3	83,7	0,80
63.	95	35,4	29,7	2,0	5,6	1,2	18,0	343		II		+		297	40	f	21,4	3,3	15,8	5,6	83,8	0,77
64.	75	33,8	27,4	2,0	5,2	1,1	17,8	321		II		+		282	34	f	21,4	3,2	15,3	5,9	81,0	0,83

[1]) [4]) Schwanzflossen beschädigt

[2]) Verkrüppelungen in Kopfgegend — Nacken

[3]) Schwanzflosse verkrüppelt

Oktober 1971

	Schuppen d. Seitenlinie	Lt.	Lc.	Stiel	Kopf	Auge	Umf.	Gew. voll	Alter	♀	♂	Gon.	Gew. leer	Kiemen-reusen-dornen	Bes.	Auge/Kopf %	Auge/Lt. %	Kopf/Lt. %	Stiel/Lt. %	Lc./Lt. %	$K = \frac{Gv \cdot 100}{Lt.^3}$
1.	85	37,6	30,7	2,3	6,0	1,1	19,8	47[e]	II	+		+	370	34		18,3	2,9	15,9	6,1	81,6	0,89
2.	81	37,0	30,6	2,0	5,9	1,1	18,0	393	II	+		+	325	35		18,6	2,9	15,9	5,4	82,7	0,77
3.	82	34,8	28,5	2,1	5,7	1,2	19,0	360	II	+		+	293	35		21,0	3,4	16,3	6,0	81,8	0,85
4.	85	37,9	31,7	2,0	6,1	1,1	20,8	475	II	+		+	395	41		18,0	2,9	16,0	5,2	82,6	0,87
5.	90	38,8	31,7	2,1	5,6	1,2	19,3	444	II		+	+	387	38	f	21,4	3,0	14,4	5,4	81,7	0,76
6.	89	40,6	33,0	2,4	6,2	1,2	21,4	592	III	+		+	484	38	f	19,3	2,9	15,2	5,9	81,2	0,88
7.	80	39,9	32,5	2,3	6,1	1,2	20,4	507	II		+	+	450	41	f	19,6	3,0	15,2	5,7	81,4	0,79
8.	86	42,3	34,5	2,3	6,5	1,2	20,4	567	III		+	+	504	40	f	18,4	2,8	15,3	5,4	81,5	0,74
9.	78	34,5	27,2	2,1	5,9	1,1	18,5	345	II		+	+	297	42		18,6	3,1	17,1	6,0	78,8	0,84
10.	79	34,5	27,7	2,0	5,3	1,1	17,0	311	II		+	+	273	40	f	20,7	3,1	15,3	5,7	80,2	0,75
11.	82	31,6	25,9	2,0	5,1	1,0	16,6	272	II		+	+	246	38		19,6	3,1	16,1	6,3	81,9	0,86
12.	83	30,2	24,9	2,0	5,3	1,0	15,5	213	I	+			184	38	f	18,8	3,3	17,5	6,6	82,4	0,77
13.	70	31,7	25,7	2,0	5,0	1,0	15,8	237	I	+			204	41	Hechtbiß	20,0	3,1	15,7	6,3	81,0	0,74
14.	74	31,0	24,9	1,9	4,4	0,9	16,7	250	I		+		222	32	f	20,4	2,9	14,1	6,1	80,3	0,83
15.	82	29,7	24,0	1,7	4,4	0,8	16,2	213	I	+			186	34	f	18,1	2,6	14,8	5,7	80,8	0,81
16.	79	29,7	24,1	2,0	4,8	0,9	16,5	240	I		+	+	207	34	f	18,7	3,0	16,1	6,7	81,1	0,91
17.	86	29,2	24,2	1,9	4,5	1,1	14,7	182	I	+			161	34		24,4	3,7	15,4	6,5	82,8	0,73
18.	79	28,7	23,2	1,7	4,4	0,9	15,0	165	I	+			141	37		20,4	3,1	15,3	5,9	80,8	0,69
19.	94	32,6	27,0	2,0	4,7	1,0	16,3	270	I	+			237	35	f	21,2	3,0	14,4	6,1	82,8	0,77
20.	80	29,3	24,2	1,6	4,5	1,0	15,3	192	I	+		+	153	37		22,2	3,4	15,3	5,4	82,5	0,76
21.	87	37,1	30,6	2,1	5,9	1,2	18,9	411	II		+	+	358	42	f	20,3	3,2	15,7	5,6	81,8	0,80
22.	91	26,5	21,7	1,5	4,2	0,9	14,5	139	I		+		118	34	f	21,4	3,3	15,8	5,6	81,8	0,74
23.	84	29,2	23,6	1,7	4,6	1,0	14,9	207	I	+			170	36[1]		21,7	3,4	15,7	5,8	80,8	0,83
24.	91	26,8	22,2	1,6	4,7	0,9	14,7	146	I		+	+	125	38	f	19,1	3,3	17,5	5,9	82,8	0,75
25.	88	31,5	25,8	1,9	5,0	1,0	16,0	238	I	+			210	41	f	20,0	3,1	15,8	6,0	81,9	0,76
26.	86	28,5	23,0	1,6	4,6	1,0	15,1	170	I		+		150	36[1]		21,7	3,5	16,1	5,6	80,7	0,73
27.	82	27,7	22,4	1,8	4,9	1,0	14,6	174	I	+			150	39		20,4	3,6	17,6	6,4	80,8	0,81

28.	83	29,2	23,5	1,7	4,6	0,9	15,0	194	I		+	+	160	40	f	19,5	3,0	15,7	5,8	80,4	0,77
29.	82	29,6	24,0	1,7	4,6	1,0	15,4	202	I		+	+	170	39	f	21,7	3,3	15,5	5,7	81,0	0,77
30.	83	27,3	22,0	1,6	4,2	0,9	14,7	145	I		+	+	127	34	f	21,4	3,2	15,3	5,8	80,5	0,71
31.	81	27,8	22,2	1,5	4,5	1,0	13,9	154	I		+		132	37	f	22,2	3,5	16,1	6,3	79,8	0,71
32.	88	28,1	23,0	1,7	4,8	1,0	13,9	158	I	+			138	40		20,8	3,5	17,0	6,0	79,5	0,71
33.	85	28,7	23,5	1,6	4,8	0,9	14,0	162	I	+			144	38	f	18,7	3,1	16,7	5,5	81,8	0,68
34.	86	29,5	23,6	1,8	4,9	1,0	14,7	187	I	+			163	39	f	20,4	3,3	16,6	6,1	80,0	0,72
35.	90	30,2	24,2	1,8	4,9	1,0	14,8	189	I	+			164	42		20,4	3,3	16,2	5,9	80,1	0,68
36.	84	27,0	21,7	1,6	4,6	1,0	14,1	139	I	+			121	36	f	21,7	3,7	17,0	5,9	80,3	0,70
37.	85	30,4	24,3	1,8	5,0	1,0	15,0	202	I	+			180	40	f	20,0	3,2	16,4	5,9	79,9	0,71
38.	83	27,9	22,5	1,7	4,4	1,0	14,8	163	I	+			140	38		22,7	3,5	15,7	6,0	80,6	0,75
39.	83	28,0	22,3	1,8	4,9	1,0	14,6	166	I	+			147	36	f	20,4	3,5	17,5	6,4	81,7	0,75
40.	83	29,3	24,0	1,6	4,5	1,0	15,2	184	I	+		+	156	36		22,2	3,4	16,3	5,4	81,9	0,73
41.	79	25,2	20,2	1,6	4,1	0,9	12,5	117	I		+		100	35		21,9	3,5	16,2	6,3	80,1	0,73
42.	88	29,8	23,9	1,8	5,0	1,0	15,5	195	I	+			172	38	f	20,0	3,3	16,7	6,0	80,2	0,73
43.	78	28,0	22,2	1,7	4,7	1,0	15,2	161	I	+			140	34		21,2	3,5	16,7	6,0	79,2	0,73

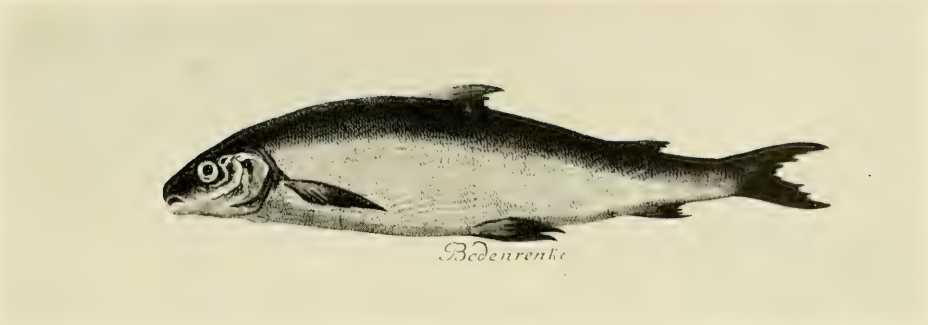
[1]) 23 + 26 Kiemendeckel beschädigt.

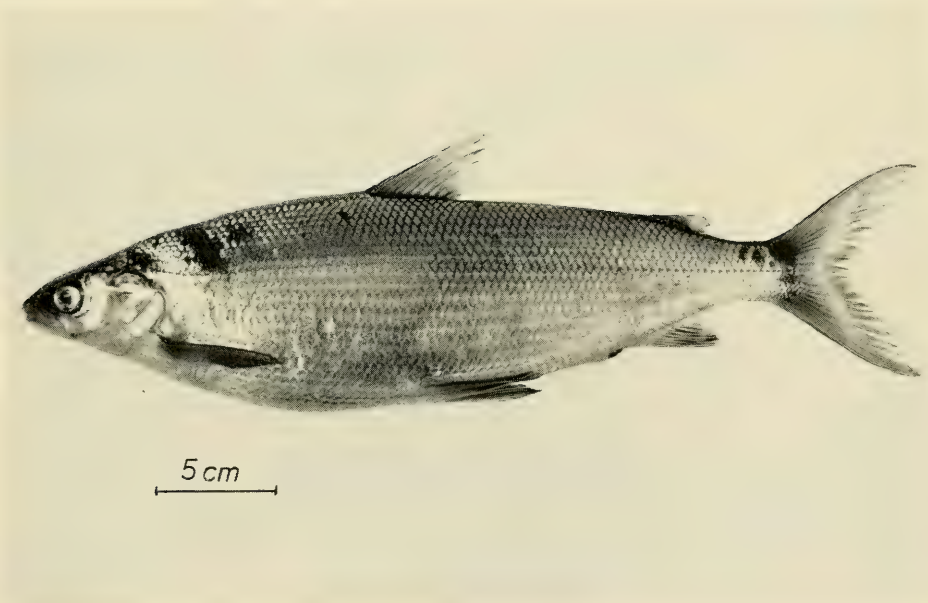
ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
(Tafeln I-III)

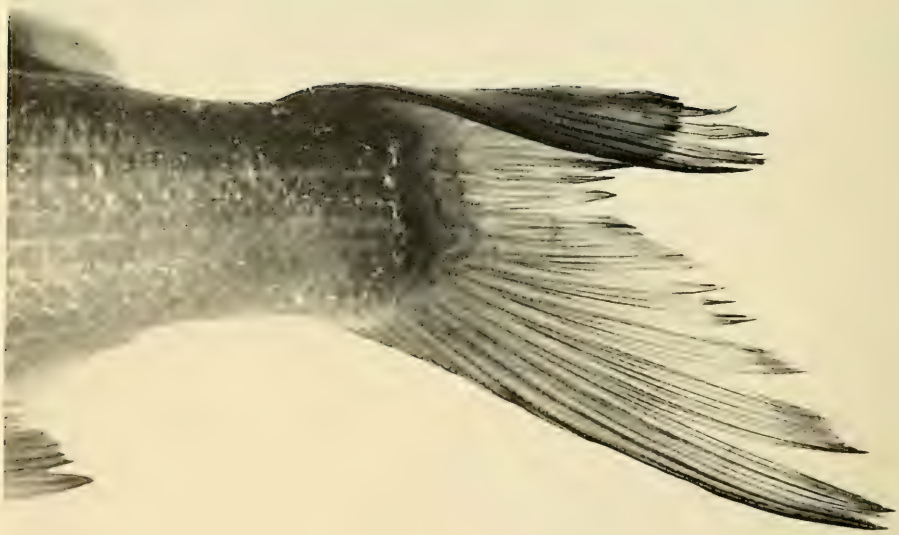
Erklärung zu Tafel I

Fig. 1: „Bodenrenke“ aus Westenrieder (1784)
Fig. 2: Renke aus dem Starnberger See (Oktober 1973)
Gesamtlänge (Lt) : 37,7
Vollgewicht (Gv) : 535 g
Alter : III+


Bodenrenke


5 cm

Tafel II

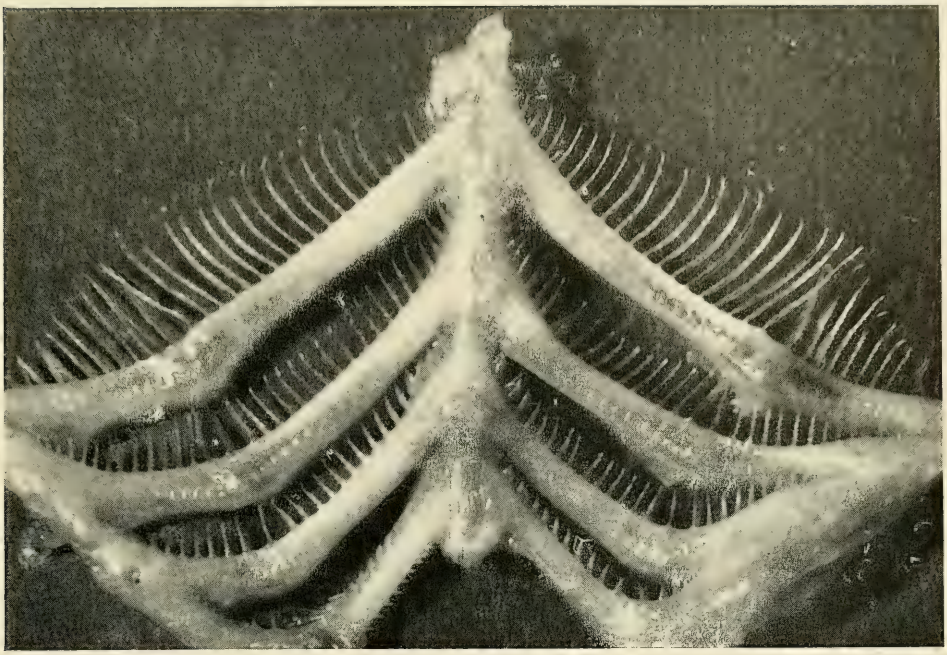


Erklärung zu Tafel II

Fig. 1: Kopfansicht einer Starnberger Seerenke
Fig. 2: Starnberger Seerenke — Mißbildung der Schwanzflosse

Erklärung zu Tafel III

Starnberger Seerenke — Kiemenreusenapparat



VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG

MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

JUL 15 1974

HARVARD
UNIVERSITY

Die Najaden des Neckar-Gebietes

(Bivalvia, Unionacea)

von

Hans Modell †

(Mit 7 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 109—138	München, 1. März 1974

Die Najaden des Neckar-Gebietes

(Bivalvia, Unionacea)

von

Hans Modell †

(Mit 7 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 109—138	München, 1. März 1974

Die Najaden des Neckar-Gebietes

von

Hans Modell

Das Neckargebiet hat eine Muschelfauna, die so sehr mit der Entstehungsgeschichte des Flußgebietes selbst verknüpft ist, daß sie zum Schulbeispiel für zoogeographische Untersuchungen wurde.

Geologisch gehört das Land der Stufenlandschaft an; im Süden reicht es noch in den Jura hinein, die Hauptfläche gehört aber der Trias mit Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper an. Durch die Emporhebung der Ränder des Rheintalgrabens war das Gebiet während eines großen Teiles des Tertiärs von dessen Bewässerung ausgeschlossen. Die ältesten Talungen ziehen demgemäß auch vom Schwarzwald quer über die Täler der Nagold, Enz usw. gegen die obere Donau, zu der der südliche Teil noch in sehr junger Zeit abgeflossen sein muß. Im Norden nagte sich der untere Neckar mit der zunehmenden Erhebung des Schwarzwaldes gleichzeitig ein. Ihm war ein Gebiet tributär, das sich aus dem unteren Neckar, der Enz, der unteren Jagst und Kocher bis etwa zur Linie Steigerwald-Hall zusammensetzte. Die weite Fastebene bis zum Jurafuß muß noch während des größten Teiles der Eiszeit zur Donau entwässert haben, einzelne Talruinen wie das Brenztal zeugen noch davon. Später, nachdem auch der heutige obere Neckar angegliedert war, scheint die Flußverbindung direkt zur Eger-Wörnitz gegangen zu sein. Die bevorzugte Erosionslinie des jungen Neckar bis in neuere Zeit war das Tal des Kocher, das stark übertieft wurde und in dem die hochgelegenen Nebentäler heute noch die Richtung zur Donau wie auch die Donaufauna aufweisen.

Diese Geschichte des Neckargebietes läßt sich auch in der Muschelfauna nachweisen. Schon Zwiesele 1914 hat die Hauptabgrenzungen zwischen Rhein- und Donaufauna vorgenommen. Die Najadenfauna des Gebietes können wir nunmehr in drei Teile gliedern.

1. Die junge Fauna des Neckar-Rheingebietes. Sie enthält neben der Buntsandsteinform der *Margaritifera margaritifera* L. fa. *parvula* Haas im Ulfenbach, die *Pseudanodonta complanata elongata* Hol., *Unio pictorum deshayesii* Mich., *Unio tumidus depressus* Don., *Unio crassus nanus* Lam. (= *batavus* Lam. ol.) und die *Anodonta anatina avonensis* Mont.
2. Die Donaufauna, enthaltend in der oberen Jagst bis etwa Crailsheim *Unio pictorum latirostris* Küster, *Unio crassus cythera* Kstr. und *Anodonta anatina attenuata* Held. Im Quellgebiet und den südlichen Nebenflüssen des Kocher sind nur *An. anatina attenuata* und *U. crassus cytherea* vorhanden (Lein, Aal, Bühler, Rot).

Zwiesele hat auch die Fauna des oberen Neckars hierher ziehen wollen. Ich halte diese für eine auf Donaugrundlage durch Neckarbeimischung schon weitgehend der Neckarfauna angeglichene Mischung, wofür namentlich die Anodonten sprechen. Dazu kommt *Ps. compl. complanata* Rossm. in der oberen Jagst.

3. Das Gebiet des alten Mittellandes, mittlere und untere Jagst, Kocher, Murr, Rems und vielleicht Teile des oberen Neckar. Die Fauna ist sehr arm und besteht aus einer Sonderform des *Unio crassus nanus* Lam., dem *Unio pseudoconsentaneus* Geyer und einer Form der *Anodonta anatina avonensis* Mont., der *An. suevica* Kobelt.

Beide Artformen machen einen dürftigen Eindruck; es sind ausgesprochene Kümmerformen des Sandlandes mit Neigung zur Langstreckung der Schale. Nach den Ergebnissen meiner anderweitigen Untersuchungen bin ich heute der Ansicht, daß es sich bei beiden Formen um ausgesprochene Kälteformen des Zwischeneislandes aus den letzten großen Vereisungen handelt. Auch im Lippegebiet stellte Steusloff das Ausdauern solcher Formen dieser beiden Arten in der Zone der Kältewirkung fest. Die Interglazialablagerung von Mauer bei Heidelberg ergab neben einem gleichartigen *U. crassus* noch einen sehr kleinen *pictorum*, sehr spärlich. Wir dürfen also sicher annehmen, daß nur diese beiden Formen im Gebiete die Eiszeit selbst überdauerten, alle anderen aber junge Einwanderer sind. Das gilt auch für die Donaufauna in Jagst und Kocher und vielleicht dem obersten Neckar (bis zur Schichem). Wir können deren Einwanderung als frühestens postglazial auffassen, ebenso wie die der eigentlichen Rheinfauna.

Heute ist die Fauna infolge der zunehmenden Industrialisierung des Landes stark im Rückgang begriffen. So haben wir es namentlich einem Manne zu danken, der uns das Bild der Fauna, wie es vor 1910 bestand, in seinen wesentlichen Zügen durch umfassende Aufsammlungen gerettet hat. Es war dies Dr. Heinrich Zwiesele, Gewerbeschulprofessor in Stuttgart, der in den Jahren nach 1908 die Durchforschung des Gebietes in Angriff nahm und mit Hilfe von vielen seiner Schüler auch im wesentlichen beenden konnte. Seine Sammlungen, heute im Naturalienkabinett Stuttgart, standen mir durch die Liebenswürdigkeit von Prof. Dr. Rauther und Dr. W. Götz zur Verfügung. Daneben hat Dr. D. Geyer eine Reihe von Einzelaufsammlungen durchgeführt und Herr Heinrich Wägele eine Reihe von Fundplätzen nachgeprüft. Von beiden wurde ich regelmäßig mit Proben beliefert.

Das Material, das zur Donaufauna gehört, wurde mit dieser zusammen bearbeitet.

Leider war es mir unmöglich, das gesamte ältere Material der Stuttgarter Sammlung durchzuarbeiten, ebenso wie die Jahreshefte des Vereins für Naturkunde, die darüber Notizen enthalten. Das Material liegt, im wesentlichen die Sammlungen Zwiesele und Geyer, in Stuttgart, meine Sammlung aus dem Gebiet in der Zool. Staatssammlung München (M.) und die Sammlung Wägele befindet sich im Besitz von Herrn L. Hässlein, Lauf/Pegnitz.

Margaritifera margaritifera L.

Ursprünglich war die Perlmuschel nur im Ulfenbach vorhanden und zwar in der kleinen Form des Buntsandsteins, fa. *parvula* Haas. Seit 1760 wurden Muscheln aus dem Bayerischen Wald zur Perlgewinnung im Steinbach bei Ziegelhausen (Heidelberg) eingesetzt und von dort dann in andere Bäche weiterverpflanzt, so namentlich in die Steinach, den unteren Ulfenbach und den Itterbach. Gehalten hat sich die Art nur noch in der Steinach und dem Ulfenbach. Im Itterbach und dem Steinbach gilt sie als erloschen.

1. Steinbach bei Ziegelhausen. 1760 und 1769 von Diessenstein (Ilz) und Deggendorf hier eingeführt. Bald ausgestorben infolge zu reichlicher Sandführung des Baches.
2. Steinach bei Altneudorf. 1770 aus dem Steinbach hieher verpflanzt. Die Bayerische-Wald-Form ist ohne weiteres ersichtlich. Das Gefälle des Baches ist groß. Var. *archaica*. leg. Dr. D. Geyer 1913, 1 Stück; Modell 4. 4. 1926, 25 Stücke. cf. Hessling 1854, Carl 1910, Haas 1908 (M.).
   L. 129 H. 57 D. 39 mm
   128 61 42
   101 50 30
3. Steinach ob. Schönau. Im Bache nur wenige Stücke, dagegen massenhaft tot im Mühlgraben, wenige lebende dabei. Mäßig stark erodiert. leg. H. & H. Modell 18. 7. 1934, 15 Stücke (M.). cf. Gysser 1865.
   L. 127 H. 62 D. 39 mm
   119 58 40
   93 47 27
4. Steinach bei Heiligenkreuzsteinach. Bayer.-Wald-Form, var. *archaica*. H. Zwiesele, 9 Stücke (M.).
   L. 123 H. 55 D. 31 mm
   122 57 37
   121 57 33
5. Ulfenbach bei Affolterbach. Tyenfundort der Buntsandsteinform fa. *parvula* Haas 1908. 1/2 Stunde unterh. Aff. bei der Heckenmühle, reiner Sandgrund, stellenweise steinig. Die Muscheln leben an den Rändern der Pflanzenzone oder bei größeren Steinen. Var. *palaeozoica* cf. Haas 1908; leg. Geyer 1913, 1 Stück; Modell 3. 4. 1926, 41 Stücke; 18. 7. 1934, 8 Stücke (M.).
   L. 101 H. 49 D. 33 mm
   109 50 28
   97 43 30
   47 38 24
6. Ulfenbach bei Schönmattenwaag. Seidler 1922, kleine *parvula*-Form.
7. Ulfenbach bei Heddesbach. Stark erodiert und dünnschalig, *parvula*-Form, nur tote Stücke, var. *palaeozoica*. Modell 3. 4. 1926, 30 Stücke.
   L. 99 H. 45 N. 29 mm
   98 44 27
   81 39 24
8. Ulfenbach bei Hirschhorn. Von der fa. *parvula* liegen mehrere in der

coll. H. Zwiesele, auch 1 Stück der Bayer.-Wald-Form. var. *tenuis palaeozoica*. (M.); Seidler 1922 stellte die Bayer.-Wald-Form hier fest.
L. 120 H. 61 D. 31 mm
87 41 25
85 43 24

9. Finkenbach (zum Ulfenbach). Seidler 1922: im Unterlauf die große Form.
10. Itterbach bei Itterbach. Bayer.-Wald-Form, var. *tenuis/archaica*. Über die Einsetzung berichtet Carl 1910; Seidler 1922 fand sie nicht wieder. In coll. Zwiesele 3 Stücke (M.). L. 135 H. 64 D. 35 mm

Pseudanodonta complanata elongata Holandre

Die Rheinrasse der *Pseud. complatana* Rossm. ist im Neckargebiet sehr spärlich vertreten. Geyer klagte darüber, daß er in seinem Leben nicht mehr als ein Dutzend gefunden habe. Im Neckar selbst ist sie anscheinend sehr spärlich, häufig dagegen in der Jagst und ziemlich häufig im unteren Kocher. In der oberen Jagst von der Kernenmühle bei Neidenfels ab tritt die Donaurasse auf (siehe Donaugebiet).

1. Neckar bei Neckargemünd. Geyer 1911, Taf. 6, Fig. 5.
2. Neckar bei Heidelberg. Haas 1908, als *An. (Pseudan.) nicarica* Haas; Kobelt, Rossm. Ikonogr. N. F. **17**, 1911, Nr. 251, 252.
L. 73 H. 40 D. 22 mm
3. Enz bei Bietigheim. Geyer 1900; Buchner 1900.
4. Kocher bei Gochsen. Zwiesele 1914.
5. Kocher bei Ingelfingen. Große, derbschalige Stücke, var. *arenicola*. Zwiesele 1914, 2 Stücke (M.). L. 81 H. 44 D. 33 mm
6. Kocher bei Kochendorf. Zwiesele 1914, var. *arenicola*, kleine, schwachschalige Stücke. 15 Stücke (M.). L. 75 H. 38 D. 24 mm
67 38 20
40 21 13
7. Jagst bei der Kernenmühle (Neidenfels). Var. *typica*. Zwiesele 1914, mit der Donauform untermischt. 3 Stücke (M.).
L. 74 H. 39 D. 18 mm
70 42 17
63 36 16
8. Jagst bei Kirchberg. Zwiesele 1914, 7 Stücke, var. *arenicola* (M.).
L. 67 H. 37 D. 27 mm
60 36 18
9. Jagst bei Bächlingen. H. Zwiesele 1914, 17 Stücke, var. *typica* und *arenicola* (M.). L. 68 H. 39 D. 19 mm
60 34 19
55 32 14
29 16 6

10. Jagst zwischen Hohebach und Dörzbach. Zwiesele 1914, 20 Stücke, var. *tenuis/arenicola* und *typica*. Sculptur ganz schwach (M.).
L. 56 H. 30 D. 15 mm
54 30 15
50 29 16
11. Jagst bei Hohebach. Zwiesele 1914, 15 Stücke, var. *typica/arenicola*. (M.). L. 68 H. 36 D. 17 mm
67 36 19
66 36 16
12. Jagst bei Klepsau. Zwiesele 1914.
13. Jagst bei Bieringen. Zwiesele 1914.
14. Jagst bei Schönthal (—Berlichingen). Zwiesele 1914; Buchner 1900; A. Micheler 1925, 1 Stück (M.). L. 68 H. 35 D. 22 mm
15. Jagst bei Widdern. Zwiesele 1914, 114 Stücke; var. *arenicola, typica* und *tenuis* (M.). L. 64 H. 36 D. 18 mm
68 36 20
68 35 16
16. Jagst bei Möckmühl. Zwiesele 1914, 4 Stücke; var *typica* und ten./ *arenicola* (M.). L. 56 H. 30 D. 16 mm
17. Jagst bei Heuchlingen. Zwiesele 1914.

Anodonta cygnea L.

Von den beiden Kleinarten, die in den Kreis der *An. cygnea* L. gehören, ist *anatina* L. reichlich im Gebiete vertreten. Häufig ist eine kurz-ovale Sandformen-Ausbildung, seltener, aber auch weitverbreitet die kleinen *rostrata*-ähnlichen Formen der *suevica* Kobelt, spärlich echte große *rostrata*-Formen. Dagegen ist *cellensis* Gmelin, also auch die *cygnea* L. s. str. im Gebiet äußerst selten, vielleicht überhaupt nicht heimisch. Alle darauf geprüften Stücke haben sich als Wandelformen der *piscinalis* Nilss. (= *anatina* L.) herausgestellt. So sind die Buchner'schen Feststellungen von 1900 äußerst problematisch geworden. Buchner's Diagnose für die *cygnea*-Formen: Wirbellage höher als die übrige Schale, war ja auch äußerst oberflächlich und alles, was ich von Buchner'schen *cygnea* aus dem Neckargebiet sah, gehörte denn auch zu *anatina* L.!

Anodonta anatina avonensis L.

Die vorherrschenden Formationen des Neckargebietes, Muschelkalk, Keuper und Jura bringen es mit sich, daß die var. *arenicola* als häufigste biologische Reaktion erscheint. Wie bereits gesagt, sind rostrate Formen sehr selten, einigermaßen häufig noch in der Form der kleinen Bäche, var. *suevica* Kobelt. Irgendwelche Auswirkungen der Eiszeit, wie im oberen Donaugebiet, sind außer diesen rostraten Formen nicht zu erkennen.

1. Oberer Neckar

1. Blaulach, Neckar-Altwasser bei Tübingen. Var. *tenuis* und fa. *ponderosa*, Teichform. Dr. Th. Schmierer 1898, 2 Stücke (M.).
   L. 132 H. 68 D. 42 mm
   76 41 24
2. Unterer Klosterweiher bei Liechtenstein. Große *piscinalis*-Form, var. *typica*. Zwiesele, 1 Stück (M.). L. 120 H. 65 D. 35 mm
3. Neckar-Mühlkanal bei Neckartheilfingen. Geyer 1890, spärlich, als *rostrata* Kok. bezeichnet.
4. Neckar-Altwasser bei Neckarhausen. Geyer 1900, als var. *cygnea* L. bezeichnet.
5. Neckar bei Pliezhausen. Buchner 1900.
6. Neckar bei Hofen. Buchner 1900.
7. Neckar bei Berg, Floßgasse. Buchner 1900, als *suevica*.
8. Schwippe bei Darmsheim. Buchner 1900. Hier angeblich auch *cellensis*.
9. Aich bei Neuenhaus. Geyer 1900, als *anatina* L.
10. Aich bei Grötzingen. Kobelt, Roßm. Icon. N. F. III, Nr. 715. An. *suevica* Kobelt; Geyer 1900, als An. *mutabilis suevica*.
11. Schaich (zur Aich). Geyer 1900, als *anatina* L.
12. Authmuth, Unterlauf. Geyer 1900, als *anatina* L.

2. Mittlerer und unterer Neckar

13. Körsch-Mündung bei Zell. Var. *typica*, Altwasserform, grünlich gefärbt. Dr. D. Geyer 1923, 1 Stück (M.). L. 110 H. 60 D. 33 mm
14. Rems bei Beinstein. Var. *typica/aren.*, Bachform. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 87 H. 46 D. 29 mm
    72 38 16
15. Rems bei Waiblingen. Var. *tenuis/arenicola*. Zwiesele, 10 Stücke (M.).
    L. 91 H. 46 D. 28 mm
    79 45 23
15. Mühlbach bei Ludwigsburg. Buchner 1900.
16. Neckar bei Aldingen. Buchner 1900.
17. Neckar bei Besigheim. Var. *typica/tenuis*, Flußform. Zwiesele, 47 Stücke (M.). L. 96 H. 50 D. 24 mm
    92 49 29
    90 50 30
18. Neckar bei Walheim. Aus *suevica* entstehende Stromform, var. *typica*. D. Geyer 1923, 2 Stücke (M.). L. 117 H. 60 D. 39 mm
    99 61 31
19. Neckar bei Pleidelsheim. „aus Baggerlöchern", var. *crassa*, cygnoid, eines ganz flach, hellgefärbt und symphynot, var. *typica*. D. Geyer 1921, 2 Stücke (M.). L. 136 H. 79 D. 50 mm
    112 64 19

20. Schleuse bei Pleidelsheim. Geyer 1911, Taf. 2, Fig. 1, 2. „in Menge in schönen, glänzend bräunlichgrün gestrahlten Stücken".

21. Neckar bei Lauffen. Buchner 1900.

22. Sontheimer Altwasser bei Heilbronn. Buchner 1900.

23. Zollhafen in Heilbronn. Flache Sandform, sehr kurzoval. cf. Buchner 1900; Zwiesele 6 Stücke, ca. 1910 gesammelt (M.).
L. 80 H. 50 D. 20 mm
73 40 23

24. Neckar bei Heilbronn, Salzhafen. Große *piscinalis*, var. *crassa*, fa. *ponderosa* C. Pfr. Zwiesele, 12 Stücke (M.). L. 110 H. 62 D. 39 mm
101 54 32
87 49 26

25. Neckar bei Heilbronn, an der Fähre, einer schlammigen Stelle. Var. *typica*. H. Wägele 1932, 7 Stücke (M.); Buchner 1900.
L. 90 H. 51 D. 25 mm
89 50 28
81 44 24

26. Bach im oberen Schloßgarten Stuttgart. Buchner 1900, als *An. cygnea*, Übergangsform vom Typus zur var. *piscinalis* bezeichnet, ist var. *typica*, Teichform. 1 Stück, erhalten von Buchner (M.).
L. 122 H. 69 D. 49 mm

27. Oberer Anlagensee in Stuttgart. Buchner 1909, Abb. 1—3, als *An. cygnea* bezeichnet, sind *piscinalis*-Formen. 2 Stücke, erhalten von Buchner (M.). L. 119 H. 60 D. 41 mm
93 56 39

28. Unterer Anlagensee in Stuttgart. Buchner 1900. Stark verkürzte var. *typica*, Teichform und *arenicola*. Erhalten 1923 von O. Buchner (M.). L. 104 H. 60 D. 39 mm
96 58 35

29. Monrepos bei Ludwigsburg. Teichformen der *piscinalis* auf hartem Grund, daher cygnoid geworden. Var. *arenicola* und *crassa*. Buchner 1900 beschreibt von hier eine Reihe Standortsformen, die er meist zu *cygnea* s. str. stellt, die aber alle zu *anatina* gehören. Es sind dies: forma *compressa, acutirostris, longirostris, recurvirostris, decurvata* und *reniformis* Buchner. Die Formen sind meist kurz, mit mittelständigem Wirbel und fahlgelber Farbe, dickschalig. Ich erhielt 1923 von Buchner und Geyer Belegstücke, 7 Stücke (M.). L. 121 H. 66 D. 46 mm
116 70 42
107 63 34
43 27 16

30. Neckar bei Neckarsulm. Große *piscinalis*-Form, var. *typica/arenicola*. Zwiesele, 12 Stücke (M.). L. 111 H. 59 D. 40 mm
98 52 30
97 51 33

31. Neckar oberh. Gundelsheim. Flußformen der var. *typica/arenicola*, stark abgerieben. Zwiesele, 14 Stücke (M.). L. 99 H. 54 D. 36 mm
87 47 29
82 48 24

32. Neckar bei Gundelsheim. Auf Baggerkieshaufen, var. *arenicola*. Modell 5. 8. 1937, 2 Schalen (M.). L. 88 H. 50 D. — mm

33. Neckar bei Neckargerach. Var. *typica/arenicola*. D. Geyer 1923, 1 Stück; coll. Zwiesele, 13 Stücke (M.). L. 94 H. 55 D. 34 mm
85 54 23
75 43 22

34. Neckar bei Eberbach. Seibert 1872, als *cygnea* und *anatina*. Geyer 1911, Taf. 2, Fig. 3, 4, coll. Zwiesele, 9 Stücke (M.).
L. 79 H. 45 D. 25 mm
66 41 20

35. Murr bei Backnang. Geyer 1900, fa. *rostrata* und *anatina*.

36. Murr bei Kirchberg. Mittelgroße *suevica*, die jungen mehr *anatina*. Var. *typica/arenicola*. Zwiesele, 110 Stücke (M.). L. 77 H. 41 D. 23 mm
75 44 21
70 41 19

37. Murr bei Murr. Buchner 1900. Fa. *suevica* = var. *arenicola*, Bachform; Dr. D. Geyer 1921, 3 Stücke (M.). L. 76 H. 41 N. 24 mm
74 40 19
72 37 20

38. Neckar bei Heidelberg. Var. *crassa* und *tenuis/arenicola*. O. Gaschott 1923, 1 Stück; Modell 2. 4. 1926, Schalen (M.); Wilckers 1909.
L. 90 H. 48 D. 26 mm

39. Tümpel bei den Dossenheimer Porphyrbrüchen. Alter Neckarlauf. Ähnlich den Formen von Monrepos, verkürzte var. *tenuis/arenicola*, erodiert, auf Lehmgrund. Dr. W. Blume 1923, 2 Stücke (M.).
L. 112 H. 60 D. 42 mm
111 65 45

40. Mannheim, Neckarauer Wald. Verkürzte var. *typica/tenuis*, von Lehmboden, daher kreisrund. Brückner, 1 Stück (M.).
L. 73 H. 49 D. 22 mm

3. Enz

Aus der Enz selbst und ihrem Einzugsgebiet liegt nichts vor, ebensowenig aus dem Gebiet der Nagold, da beide ja im kalkarmen Schwarzwald verlaufen. Erst die Würm führt die Art, wenn auch scheinbar spärlich.

41. Würm bei Weilderstadt. Var. *typica/arenicola*, die *suevica*-Form. D. Geyer 1923, 1 Stück; Zwiesele, 13 Stücke (M.).
L. 71 H. 37 D. 23 mm
69 38 23
61 38 20

42. Goldbach bei Sindelfingen (bei Vaihingen, Filder). Große *piscinalis*, fast *typica*. Zwiesele, 20 Stücke (M.). L. 102 H. 54 D. 32 mm
101 52 34
65 38 21

43. Planbach bei Magstadt. Bauchige *piscinalis*, verkürzt, var. *arenicola*. Zwiesele, 12 Stücke (M.). L. 80 H. 31 D. 26 mm
78 46 29
65 42 22

44. Martertal beim Kurhaus Mönchsbrunnen (b. Böckingen). Var. *tenuis/arenicola*, Bachform. Zwiesele, 3 Stücke (M.).
L. 56 H. 33 D. 19 mm

45. Neuer See im Wildpark Stuttgart. Var. *typica/tenuis*, Teich-*piscinalis*. Zwiesele, 3 Stücke (M.). L. 75 H. 49 D. 24 mm

46. Bärensee im Wildpark Stuttgart. *Piscinalis*, var. *typica/tenuis*. Zwiesele, 7 Stücke (M.). Bei Buchner 1900 als *cellensis* aufgeführt!
L. 92 H. 53 D. 28 mm
92 50 27

47. Schattensee im Wildpark Stuttgart. *Piscinalis*, var. *typica/tenuis* u. *arenicola*. Zwiesele, 3 Stücke (M.). L. 83 H. 45 D 25 mm

48. Pfaffensee bei Stuttgart. Große Teich-*piscinalis*, hellbraun, var. *tenuis*, leicht erodiert. H. Wägele 1930, 27 Stücke. Bei Buchner 1900 als *cellensis* aufgeführt! (M.). L. 127 H. 67 D. 42 mm
124 63 37
120 64 43

4. Kocher

Einige Nebenflüsse des Kocher haben die Donaufauna aus alter Zeit her bewahrt (siehe Obere Donau), der Flußlauf selbst führt dagegen die Rheinform. Diese versucht in die Nebenflüsse aufzusteigen, doch konnte ich an dem vorliegenden Material nur an einer Stelle die Rheinform feststellen.

49. Bühler bei Obersontheim. Forma *suevica* Kobelt. Zwiesele, 9 Stücke (M.). L. 61 H. 37 D. 20 mm
59 31 19

50. Kocher bei Untergröningen. Mittelgroße Flußform, ähnlich den Neckarstücken, var. *arenicola*. Zwiesele, 70 Stücke (M.).
L. 103 H. 54 D. 37 mm
101 57 34
95 51 31

51. Kocher bei Gelbingen. Var. *arenicola*, Flußform. Zwiesele, 20 Stücke (M.). L. 105 H. 59 D. 31 mm
87 49 24

52. Kocher bei Hall. Buchner 1900.

53. Kocher bei Braunsbach. Kleine var. *arenicola/tenuis* bis *suevica*. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 60 H. 35 D. 21 mm
44 25 13

54. Kocher bei Künzelsau. Var. *arenicola* bis *arenicola/typica*, groß werdend. D. Geyer 1923, 22 Stücke (M.). L. 105 H. 56 D. 23 mm
94 52 30
89 53 27

55. Mühlkanal bei Künzelsau. Var. *arenicola* (*suevica* Kob.). Zwiesele, 17 Stücke (M.). L. 66 H. 35 D. 18 mm
84 43 27
79 43 28

56. Kocher bei Ingelfingen. Var. *tenuis/arenicola*, kleine *suevica*-Form. Zwiesele, 12 Stücke (M.). L. 86 H. 44 D. 28 mm
81 44 28
71 39 22

57. Kocher bei Gochsen. Var. *arenicola*, Bachform, ähnlich der *suevica*. Zwiesele, 4 Stücke (M.). L. 71 H. 43 D. 24 mm

58. Kocher bei Kochendorf. Var. *arenicola/tenuis*, Flußform. D. Geyer 1923, 2 Stücke (M.). L. 87 H. 48 D. 25 mm
80 42 25

59. Sauerbach bei Eßingen. Buchner 1900.

60. Teich bei Gollenhofen (bei Mögglingen). Buchner 1900.

61. Schloßweiher von Neuenstein. Zwiesele 1914 „cygnoide Formen".

62. Bach bei Neuenstein, westl. Öhringen. Var. *arenicola*, große Lehmform. Zwiesele, 32 Stücke (M.). L. 103 H. 55 D. 38 mm
103 57 33
96 54 31

63. Weiher bei Wolpertshausen. Riesenform, von einer verkürzten Jugendform ausgehend, sehr *cellensis*-ähnlich, aber Wirbelskulptur und Dickschaligkeit sprechen für die Zugehörigkeit zu *piscinalis* var. *typica*, Teichform. Zwiesele, 13 Stücke (M.). L. 178 H. 86 D. 65 mm
173 88 69
165 78 61

5. Jagst

Der obere Teil der Jagst führt, wenn auch spärlich, die Donauform, erst ab Crailsheim tritt die Rheinrasse auf.

64. Jagst bei Crailsheim. Große Flußformen, kleine *suevica* und wenige Stücke, die noch an Donauformen erinnern; var. *typica/arenicola*. Zwiesele, 19 Stücke (M.). L. 96 H. 50 D. 29 mm
85 44 29
84 42 20

65. Jagst bei Kirchberg. Var. *arenicola*, normale *piscinalis* und *suevica*. Zwiesele, 3 Stücke (M.). L. 68 H. 38 D. 13 mm

66. Jagst bei Erlenbach. Buchner 1900.

67. Jagst bei Klephau. Var. *aren./tenuis*, Bachform. Zwiesele, 10 Stücke (M.). L. 79 H. 42 D. 26 mm
71 35 26
64 34 20

68. Jagst bei Schönthal-Berlichingen. Fa. *suevica* und var. *arenicola/tenuis*. Zwiesele, 10 Stücke; A. Micheler 1925, 6 Stücke (M.). Weinland 1863.
L. 79 H. 39 D. 22 mm
78 40 23
70 41 21

69. Jagst bei Widdern. Typische *suevica*, Wirbel sehr weit vorne, var. *typica/tenuis*, Bachform. Zwiesele, 79 Stücke (M.).
L. 74 H. 40 D. 23 mm
63 34 19
60 31 18

70. Jagst bei Möckmühl. Fast typische *suevica*-Form. Zwiesele, 12 Stücke (M.).
L. 73 H. 40 D. 21 mm
72 39 20
72 36 18

71. Jagst bei Heuchlinger Mühle. *Suevica*-Form, var. *tenuis/arenicola*, Bachform. Zwiesele, 66 Stücke (M.).
L. 79 H. 41 D. 24 mm
75 41 20
70 37 20

72. Jagst, Mühlkanal bei Herbolzheim, oberh. der Mühle. Grund tiefschlammig, Wasser fast stehend; var. *typica*. Zwiesele, 10 Stücke (M.).
L. 104 H. 53 D. 32 mm
89 48 24
82 45 22

73. Jagstkanal bei Jagstfeld. *Piscinalis*-Form, var. *typica/arenicola* und *typica*. D. Geyer 1923, 4 Stücke (M.).
L. 69 H. 43 D. 23 mm
70 39 21
64 43 23

74. Mühlbach bei Crailsheim. Var. *typica/arenicola, suevica*-Form. Zwiesele, 3 Stücke (M.).
L. 72 H. 38 D. 26 mm

75. Gronach bei Ellrichshausen. Kleine Sandbachformen, ähnlich der *suevica*, var. *arenicola*. Zwiesele, 57 Stücke (M.).
L. 72 H. 40 D. 23 mm
70 40 22
68 38 23

76. Asbacher Weiher, OA. Gerabronn, zur Brettach. Große Teichform der *ponderosa*, var. *typica*. Zwiesele 1914, als *cygnea* L. Zwiesele, 26 Stücke (M.).
L. 170 H. 86 D. 70 mm
165 78 68
130 72 43
77 48 19

77. Brettach bei Biegenstegen. Fa. *suevica*, var. *arenicola/tenuis*. Zwiesele, 20 Stücke (M.).
L. 75 H. 39 D. 22 mm
71 39 23
69 40 23

78. Brettach bei Brettheim. Kleine *suevica*, var. *tenuis/arenicola*, vereinzelt scheinbar etwas Donaueinschlag. Zwiesele, 12 Stücke (M.).

L. 75 H. 39 D. 22 mm
71 39 23
69 40 23

Die *suevica* Kobelt stellt die interessanteste Form unter den Anodonten des Neckargebietes dar. Durchaus an die kleinen Bäche des Gebietes mit ihrer vorwiegenden Sandschlammführung angepaßt, ist sie aber bereits zu einem Typ für sich geworden, neben dem oft unvermittelt die jüngeren modernen *piscinalis*-Formen gleichzeitig leben. Es ist so anzunehmen, daß sie sich bereits in diluvialer Zeit als Kälteanpassung entwickelt hat, begünstigt durch die Lößbildung der Eiszeit und in dieser Form konstant geworden ist. Außerhalb des Neckargebietes sind ähnliche Formen nur ganz spärlich bekannt geworden (siehe Main-Gebiet).

Anodonta cellensis Gmel. (= cygnea L. s. str.)

Anodonta cellensis Gmel. bzw. *cygnea* L. wurde von Buchner noch als sehr häufig im Gebiet dargestellt. Bei der Nachprüfung stellte es sich aber heraus, daß Buchner die Art als solche gar nicht erkannt hat und regelmäßig ± kreisrunde Formen mit hohen Wirbel für die *cygnea* L. nahm. Auch seine *cellensis*-Bestimmungen aus dem Neckarland sind alle fraglich. Auch Geyer hat in seiner Anfangszeit die Art nicht sicher trennen können. So bleibt mir nur übrig, die Fundorte aufzuführen, die ich nicht nachprüfen konnte, aber die möglicherweise hieher gehören könnten. Es sind:
Altwasser der Aich bei Aich. Geyer 1900 als var. *cellensis*.
Schwippe bei Darmsheim. Buchner 1900.
Bassin des Winterhafens b. Heilbronn.
Unterer Schloßweiher in Stuttgart.
Monrepos bei Ludwigsburg.

Was ich von den letzten beiden Fundorten sah, ist keine *cellensis*. Es wäre aber doch möglich, daß einige wenige Stücke unter dem von mir nicht eingesehenen Material wären. Insbesondere halte ich das Original zu Buchner 1900, *cygnea* fa. *cellensoidea*, Taf. 4, Fig. 1, für evtl. zu *cellensis* gehörig.

Auf jeden Fall bleibt das Resultat: wenn überhaupt, kommt *cellensis* im Neckargebiet so spärlich vor, daß sie bisher kaum zur Beobachtung gelangt ist. Und diese Seltenheit kann nur damit zusammenhängen, daß das Gebiet von den Auswirkungen der Eiszeit verschont geblieben ist.

Unio crassus Retz.

Unio crassus nanus Lam.

Der für die Rheinrasse nunmehr zu verwendende Rassenname *nanus* Lam. 1819 wurde für eine westfranzösische Form aufgestellt, die der Stufenlandform des Neckargebietes sehr nahesteht. Der Name *batavus* Lam. wurde lange mit den Autoren Maton & Rackett verwendet, ist aber durch *batavus* Don., eine *pictorum*-Benennung, praeokkupiert. Im Neckargebiet selbst herrscht im Stromlauf die Formengruppe der Rheinstromformen vor, in den Bächen die *pseudoconsentaneus* Geyer, entsprechend der *suevica* bei *anatina*, var. *arenicola* und in dieser Formgebung den Donauformen etwas ähnlich und früher viel damit verwechselt. Der obere Neckar hat Formen, die Zwiesele 1914 noch zu den Donauformen stellte. Nach eingehender Untersuchung des Materials möchte ich sagen, daß sie als eine auf Donaugrundlage rassenmäßig bereits der Rheinrasse angeglichene Formengruppe darstellen. Ihre Angliederung an die Rheinrasse liegt lange zurück. Dagegen ist in den Zuflüssen des Kocher (Rot, Aal, Lein, Bühler) und im ganzen oberen Jagstgebiet oberhalb Crailsheim die Donauform noch erhalten. Die Flußverbindung zur Donau dürfte aber in den jüngeren Zeiten nicht über das Brenztal gegangen sein, sondern über die Eger zur Wörnitz.

1. Oberer Neckar

1. Eschach bei Dunningen. Kleine Bachform. Bei 23 Stücken ist die Wirbellage 8 *pseudoconsentaneus*, 15 reine *batavus*. var. *tenuis*. Zwiesele, ca. 100 Stücke (M.).
   L. 51 H. 26 D. 19 mm
   50 28 18
   45 26 17
   28 17 10
2. Eschach zwischen Stetten und Horgen. Meist langgestreckte, kleine Bachform vom *batavus*- und *pseudoconsentaneus*-Typ. Zwiesele, 100 Stücke (M.).
   L. 46 H. 26 D. 17 mm
   45 26 16
   26 17 8
3. Alte Prim bei Göllsdorf. Kleine Bachform mit batavoidem Umriß, *batavus* (also einfacher), gelegentlich auch *pseudocons.*-Skulptur (also in Strichelchen aufgelöst). Zwiesele, 28 Stücke (M.).
   L. 51 H. 26 D. 19 mm
   50 26 18
   47 24 18
4. Krollenbach, Nebenfluß der Prim. *Batavus*-Form mit *pseudoconsentaneus*-Skulptur. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 53 H. 29 D. 19 mm
   49 26 18

5. Schichem bei Schömberg. *Batavus*-Form mit vorgerücktem Wirbel und *pseudoconsentaneus*- und *batavus*-Skulptur. Zwiesele, 18 Stücke (M.). L. 53 H. 27 D. 18 mm
   52 29 17
   51 25 17
6. Stunzbach bei Rosenfeld (zur Eyach). Auf *cytherea*-Grundlage batavoid umgewandelt, mittelgroß, langgestreckt und bauchig, var. *typica/tenuis* (M.). L. 61 H. 30 D. 20 mm
   61 31 23
   58 30 21
7. Mühlkanal bei Hochdorf (Kirchheim unt. Teck). Var. *tenuis*, Bachform, etwas verkürzt hochoval, batavoide Skulptur. Zwiesele, 14 Stücke (M.). L 55 H. 30 D. 17 mm
   50 29 19
   46 26 18
8. Höllbach (zum Neckar). Geyer 1890.
9. Aich bei Neuenhaus. Geyer 1890.
10. Schaich (zur Aich). Geyer 1890.
11. Authmuth, Unterlauf. Geyer 1890.
12. Mühlkanal bei Neckartheilfingen. Geyer 1911, Taf. 5, Fig. 5. Extreme Langform; Geyer 1890.
13. Rottenburg a. Neckar, im Löß. Modell 1938, *pseudocontensaneus*-Form.

2. Mittlerer und Unterer Neckar

14. Rems bei Beinstein. Var. *arenicola/tenuis*, Bachform. Zwiesele, 15 Stücke (M.). L. 57 H. 28 D. 22 mm
   55 30 20
   51 28 22
15. Rems bei Waiblingen. *Batavus* mit etwas *pseudocons.*-Einschlag, var. *typica* und *aren./tenuis*. Zwiesele, 26 Stücke (M.).
   L. 69 H. 36 D. 21 mm
   58 33 22
   62 35 21
16. Rems bei Neckarrems. Var. *arenicola/crassa*, Bachform. Zwiesele, 4 Stücke (M.). L. 54 H. 30 D. 21 mm
17. Neckar bei Altbach. Var. *typica*, Stromform. D. Geyer 1929, 1 Stück (M.). L. 62 H. 33 D. 22 mm
18. Neckar bei Berg. Seckendorf 1846.
19. Neckar bei Cannstadt. Seckendorf 1846.
20. Murr bei Murr. Geyer 1900, var. *arenicola*, Geyer 1923, 3 Stücke (M.). L. 45 H. 27 D. 17 mm
   43 28 15
   48 27 17

21. Murr bei Kirchberg. Kleine *pseudoconsentaneus*, var. *arenicola*. Zwiesele, ca. 20 Stücke (M.). L. 52 H. 30 D. 20 mm
52 29 18
50 27 17

22. Eckertsbach. Geyer 1900.

23. Weißach. Geyer 1900.

24. Bottwar bei Großbottwar. Rossm., Ikon. II, Fig. 754. Seckendorf 1846.

25. Mühlgraben bei Großbottwar. Seckendorf 1846.

26. Neckarkanal bei Besigheim. *Unio pseudoconsentaneus* Geyer, var. *arenicola*, Kanalform. Wirbelskulpturen wechselnd. Geyer 1911; Zwiesele 1914; Geyer ca. 1921, 15 Stücke; Zwiesele 49 Stücke (M.).
L. 82 H. 42 D. 30 mm
80 41 30
67 37 23

27. Neckar bei Walheim. Var. *arenicola/crassa*, große, starkschalige Form. Geyer 1921, 2 Stücke (M.). L. 71 H. 39 D. 33 mm
66 34 27

28. Neckarschleuse sdl. Pleidelsheim. Geyer 1911, Typenfundort des *U. batavus pseudoconsentaneus* Geyer, Taf. 5, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 6, als *batavus pseudoconsentaneus* und *hassiae* Haas. Reichlicher Schlammgrund, geringe Vegetation, „Bewohner des schwarzen Buhnenschlammes". Geyer 1920, 4 Stücke (M.). L. 71 H. 38 D. 28 mm
70 39 25
58 31 22

29. Neckar-Altwasser bei Geisingen. Modell 1922; Geyer 1920, 2 Stükke (M.). L. 73 H. 41 D. 26 mm
61 33 20

30. Schozach bei Ilsfeld. Var. *typica* und *arenicola*, kleine Bachform. Zwiesele, 38 Stücke (M.). L. 54 H. 30 D. 18 mm
53 31 17
48 29 18

31. Lein bei Schluchtern. Kleine var. *arenicola*. A. Micheler 1925, 2 Schalen.

32. Seitenkanal der Murr bei Hof und Lembach. Var. *arenicola/crassa*. Bachform. H. Wägele 1933, 8 Stücke. L. 65 H. 35 D. 29 mm
65 37 29
65 35 27

33. Sandgrube zwischen Böckingen und Klingenberg. Kleine Flußform, Niederterrasse des Neckars; var. *arenicola*, leicht erodiert. Geyer 1920, 10 Schalen (M.). L. 55 H. 29 D. — mm
49 29
42 23 —

34. Neckar bei Heilbronn. Kleine Flußform, var. *arenicola*. J. Schwind 1932, 2 Stücke (M.). L. 41 H. 23 D. 16 mm
41 24 14

35. Zollhafen in Heilbronn. Große Stromform. Zwiesele, 7 Stücke (M.).
L. 76 H. 42 D. 30 mm
71 36 27

36. Neckar bei Jagstfeld. Zwiesele 1914.

37. Neckar bei Laufen. Zwiesele 1914.

38. Neckar bei Gundelsheim. Zwiesele 1914. Schalen aus Baggerkies; Modell 27. 7. 36; 5. 8. 37, 12 Schalen. L. 70 H. 37 D. — mm

39. Neckar bei Eberbach. Seiber 1873; Geyer 1911; Geyer 1920, 4 Stükke; Zwiesele, 11 Stücke; var. *arenicola/crassa (M.).*
L. 60 H. 31 D. 22 mm
55 29 19
54 30 21

40. Neckar bei Neckargerach. Var. *arenicola/tenuis.* Geyer 1923, 2 Stücke; H. Wägele 1932, 10 Stücke (M.). L. 78 H. 40 D. 27 mm
77 39 31
48 26 17

41. Neckar bei Neckargemünd. Stromformen mit etwas Urgebirgseinfluß. Geyer 1911, Taf. 5, Fig. 7 als fa. *pseudocrassus* Haas.
L. 72 H. 38 D. 27 mm
60 36 20
68 38 28

42. Sandgrube bei Mauer. Eine alte Neckarschleife, im heutigen Elsenztal. In der Fundschicht des *Homo heidelbergensis* kleine Formen, die von den heutigen starkschaligen Neckarformen stark abweichen, nicht selten, aber sehr zerbrechlich. Modell 4. 4. 1926. Das Vorkommen läßt den Schluß zu, daß im Mindel-Riß-Interglazial die Najadenfauna durch die klimatischen Verhältnisse stark beeinflußt war. Sandberger 1875.

43. Neckar bei Heidelberg. Var. *crassa/arenicola,* an der Insel unterhalb der Friedrichsbrücke. O. Gaschott 1922, 1 Stück (M.).
L. 60 H. 35 D. 23 mm

44. Neckar bei Mannheim. Var. *arenicola/crassa.* Voigtländer, 1 Stück (M.). L. 60 H. 34 D. 21 mm

3. Enz

45. Enz bei Unter-Riexingen. Seckendorf 1846, sehr klein.

46. Nagold. Abgebildet bei Lampert, Das Thierreich, als *U. batavus.*

47. Würm bei Weilderstadt. Var. *arenicola,* kurzoval mit vorgelagertem Wirbel und braun-metallischer Färbung. D. Geyer 1920, 3 Stücke (M.).
L. 45 H. 25 D. 15 mm
36 21 13
37 23 16

48. Würm, Nebenkanal bei Schloß Mauren. Kleine, dünnschalige var *tenuis/arenicola*, Bachform. H. Wägele 1934, 21 Stücke (M.).
L. 47 H. 28 D. 18 mm
46 27 17
43 29 16

49. Würm bei Mauren. Kleine *pseudoconsentaneus*-Form. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 48 H. 29 D. 21 mm
37 21 14

50. Würm bei Merklingen. Kleine *pseudoconsentaneus*, var. *tenuis/arenicola*. H. Wägele 1934, 4 Stücke (M.). L. 46 H. 26 D. 18 mm
44 25 18
44 25 17

51. Würm zwischen Aidlingen und Ehningen. Var. *tenuis/arenicola*, Bachform. Zwiesele, 7 Stücke (M.). L. 52 H. 25 D. 19 mm
40 24 17

52. Würm zwischen Schaffhausen und Döffingen. Var. *arenicola*, Bachform. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 43 H. 26 D. 18 mm
40 25 15

53. Martertal beim Kurhaus Mönchsbrunnen bei Böblingen (oberster Zufluß des Goldbaches). Kleine var. *typica/tenuis*, wenig erodiert. Zwiesele, 126 Stücke (M.). L. 60 H. 35 D. 24 mm
60 34 24
50 28 19

54. Goldbach bei Sindelfingen. *Batavus*-Form, mittelgroß, bauchig, wenig erodiert. Zwiesele, 37 Stücke (M.). L. 58 H. 30 D. 20 mm
57 33 23
61 33 24

55. Goldbach bei Böblingen. Bauchige *betavus*-Form, mittelgroß, schwach erodiert. Zwiesele, 24 Stücke (M.). L. 62 H. 35 D. 24 mm
60 34 23
57 31 23

56. Planbach bei Magstadt. Var. *typica/tenuis*, Bachform. Zwiesele, 274 Stücke (M.). L. 64 H. 37 D. 24 mm
58 34 24
63 34 24

57. Glems bei Leonberg. Var. *arenicola/tenuis*, Bachform. Zwiesele, 33 Stücke (M.). L. 49 H. 28 D. 19 mm
47 26 18
43 27 18

In der Nagold bei Liebenzell und der Enz um Calmbach habe ich wiederholt, aber vergeblich nach Muscheln gesucht.

4. Kocher

Von Zwiesele wurde die Muschelfauna des Kocher 1914 ausgiebig besprochen. Seiner Auffassung und Einteilung in Rhein- und Donaumuscheln kann ich auf Grund eingehender Nachprüfung seines Materials nur zustimmen. Die tiefe Eintalung des jungen Kocher führt die Rheinfauna, die auf der alten Hochfläche südlich der alten Steigerwaldlinie liegenden Nebenflüßchen die Donaufauna. Es ist eines der wenigen bis jetzt durch Najaden erbrachten bzw. bestätigten Vorkommnisse der Flußumkehr (Stromgebietsraub).

58. Kocher bei Untergröningen. Kleine Flußform des *pseudoconsentaneus*. Var. *tenuis*, nicht erodiert. Zwiesele 1914, 22 Stücke (M.).
L. 59 H. 34 D. 22 mm
57 33 19
52 29 18

59. Kocher bei Ottendorf, OA. Gaildorf. *Pseudoconsentaneus*-Form, mittelgroß, Skulptur *pseudoc.* oder *batavus*. Zwiesele 1914, 23 Stücke (M.).
L. 60 H. 34 D. 23 mm
60 34 24
59 31 21

60. Kocher bei Tullau. Kleine Form, Skulptur teils *batav.*, teils *pseudoc.*, die Form *pseudoconsentaneus*. Zwiesele, 4 Stücke (M.).
L. 48 H. 27 D. 19 mm

61. Kocher bei Hall. Jugendform entschieden *batavus*, d. h. flach mit mäßiger Wirbelskulptur. Altersform große *pseudocons.*, hellbraun. Zwiesele (M.).
L. 85 H. 40 D. 33 mm
75 39 27
69 37 29
40 23 13

62. Kocher bei Gelbingen. Kleine Flußform, var. *arenicola*, in Form und Skulptur *pseudocons.* Zwiesele, 9 Stücke (M.).
L. 51 H. 30 D. 18 mm
55 29 21
44 25 16

63. Kocher bei Braunsbach. Typische *pseudocons.*, z. T. langgestreckt. Zwiesele, 73 Stücke (M.).
L. 66 H. 37 D. 26 mm
62 34 23
65 35 23

64. Kocher bei Künzelsau. Sandform, beim Wehr von K., var. *typica*. Geyer 1930, 13 Stücke. Zwiesele, 20 Stücke (M.).
L. 77 H. 38 D. 28 mm
75 39 28
70 37 25
44 25 17

65. Mühlkanal in Künzelsau. Große Flußform, viele, sehr verlängerte Stükke, *pseudocons.* und *batavus* nach Formen und Skulptur gemischt. Zwiesele, 70 Stücke (M.). L. 71 H. 36 D. 25 mm
70 37 27
66 33 23

66. Kocher bei Ingelfingen. Jugendform *batavus,* var. *typica* mit einfacher Wirbelskulptur, var. *arenicola,* fa. *pseudocons.* und ganz flache Stücke. Zwiesele, 15 Stücke (M.). L. 70 H. 37 D. 26 mm
74 38 28
71 37 23

67. Kocher bei Niedernhall. Var. *arenicola,* fa. *pseudoconsentaneus,* mittelgroße Flußform. Zwiesele, 12 Stücke (M.).
L. 62 H. 35 D. 23 mm
62 35 23
60 34 23

68. Kocher bei Ohrnberg. Var. *arenicola,* fa. *pseudocons.,* große Flußform. Zwiesele, 33 Stücke (M.) L. 75 H. 38 D. 25 mm
67 37 26
61 35 27

69. Kocher bei Gaildorf. Mittlere Flußform, reiner *batavus,* nur vereinzelt aufgelöste Wirbelskulptur, häufig verkürzte Stücke. Zwiesele, 14 Stücke (M.). L. 63 H. 36 D. 23 mm
59 32 22
50 27 21

70. Kocher bei Gochsen. Mittelgroße Flußform des *pseudocons.,* var. *arenicola.* Zwiesele, 26 Stücke (M.). L. 62 H. 33 D. 23 mm
53 30 19
50 26 18

71. Kocher bei Kochendorf. Var. *typica/arenicola, batavus* und *pseudocons.* D. Geyer 1923, 9 Stücke; Zwiesele, 40 Stücke (M.).
L. 70 H. 38 D. 25 mm
64 33 24
50 27 21

72. Salinenkanal Kochendorf. *Batavus,* var. *typica;* Wirbelskulptur *pseudoc.;* Zwiesele, 7 Stücke (M.). L. 45 H. 24 D. 14 mm
41 24 14

Bühler bei Bühlerzell, Obersontheim und Bühlertann haben Donau-*cytherea,* ebenso Aal, Lein und Rot b. Hönig, sowie die Rot (Finsterrot).

73. Rot bei Fichtenberg. Nur im untersten Teil der von der alten Wasserscheide nach Süden laufenden Rot findet sich *batavus* zu *cytherea* eingemischt. 2 *cythera,* 3 *batavus;* Zwiesele 1914, 7 Stücke (M.).
L. 38 H. 22 D. 13 mm
26 15 9

74. Nesselbach bei Markertshofen. Mittelgroße, engringige *pseudocons.*, Wirbel fast immer mit *pseudocons.*-Skulptur, selten *batavus.* Fließt zum Bühler. Zwiesele 1914, 78 Stücke (M.). L. 57 H. 32 D. 20 mm
56 31 21
55 31 20

75. Schmerach bei Ilshofen. Große, schöne, var. *typica/arenicola* mit vorgelegtem Wirbel, *batavus*-Umriß und *batavus*- oder *pseudoc.*-Skulptur., Zwiesele 1914, 85 Stücke (M.). L. 70 H. 34 D. 27 mm
69 33 27
40 22 13

76. Biber bei Michelfeld. *Pseudocons.* nach Wirbel und Umriß, var. *arenicola/crassa.* Zwiesele, 8 Stücke (M.). L. 50 H. 31 D. 20 mm
50 29 19

77. Ohrn bei Ohrnberg. Fa. *pseudoconsentaneus* var. *arenicola* in sehr großen Stücken, die jüngeren typische *batavus.* Zwiesele 1914, 49 Stükke (M.). L. 68 H. 36 D. 28 mm
67 32 26
60 35 21

78. Windischenbach (zur Ohrn). Große *pseudocons.*, var. *crassa.* Zwiesele 1914, 74 Stücke (M.). L. 68 H. 40 D. 28 mm
66 37 28
44 27 16

79. Michelbach (z. Ohrn). *Pseudoconsentaneus* oder *batavus,* mit vorwiegend *batavus*- aber auch *pseudoc.*-Skulptur, var. *crassa,* Bachform. Zwiesele, 13 Stücke (M.). L. 59 H. 38 D. 24 mm
58 34 22
50 28 19

80. Pfedelbach bei Öhringen (z. Ohrn). *Pseudocons.*-Flußform nach Wirbellage, Form und Skulptur; var. *crassa/arenicola.* Zwiesele, 29 Stücke. (M.). L. 63 H. 32 D. 23 mm
62 36 28
61 39 25

81. Brettach bei Brettach. Kleine Bachform, Umriß *bativus* und *pseudoc.*, Skulpturen: 11 *pseudoc.*, 10 *batav.*, 1 *cytherea;* var. *tenuis/arenicola.* Zwiesele, 23 Stücke. L. 48 H. 25 D. 18 mm
48 28 16
28 17 9

5. Jagst

Die Jagstformen bleiben immer ziemlich klein. Im Gegensatz zum Kocher ist die Trennungslinie der Donau- und Rheinrassen ausgeprägter und geht als kurze Übergangsstrecke quer durch das Gebiet, so daß oberhalb fast nur mehr Donauformen zu finden sind.

82. Jagst bei Kirchberg. Kleine Form, Umriß *batavus*, Skulptur *pseudoc.* und *batavus*, selten *cytherea;* var. *arenicola.* Zwiesele, 64 Stücke (M.).
L. 49 H. 27 D. 17 mm
48 28 19
29 17 10

83. Jagst bei Bächlingen. Var. *arenicola*, klein. Zwiesele, 19 Stücke (M.).
L. 44 H. 25 D. 18 mm
39 22 13
27 16 9

84. Jagst bei Hohebach. Var. *tenuis/arenicola.* Zwiesele, 116 Stücke. (M.).
L. 52 H. 28 D. 18 mm
49 27 17
48 26 17

85. Jagst zwischen Hohebach und Dörzbach. Kleine *batavus*-Form, var. *arenicola.* Zwiesele, 27 Stücke (M.).
L. 45 H. 26 D. 15 mm
43 21 15
41 23 14

86. Jagst bei Bieringen-Schönthal. Kleine Flußform, vorwiegend *pseudoc.* und *batavus*, Wirbelskulptur bei 10 *cythera*, 61 *batavus*, Rest *pseudoc.* oder indifferent, vielfach bei beiden Klappen verschieden; var. *typica* bis *arenicola.* Zwiesele, 195 Stücke (M.); Weinland 1863.
L. 54 H. 30 D. 20 mm
52 28 20
38 21 14

87. Jagst bei Schönthal. Form und Skulptur vorwiegend *pseudoc.*, vereinzelt *batavus*, ganz selten *cytherea;* var. *arenicola.* Zwiesele, 21 Stücke; A. Micheler 1925, 5 Stücke (M.).
L. 53 H. 30 D. 21 mm
49 29 17
49 25 19

88. Jagst bei Berlichingen. Kleine Form, *batavoid*, Skulptur *pseudoc.;* var. *arenicola.* Zwiesele, 21 Stücke (M.).
L. 50 H. 28 D. 18 mm
42 23 15
39 23 15

89. Jagst bei Widdern. Kleine Flußform mit *pseudoc.*-Skulptur und Umrissen, seltener *batavus*-Skulptur und Umrisse; var. *arenicola.* Zwiesele, 152 Stücke (M.).
L. 47 H. 27 D. 17 mm
48 28 21
28 15 9

90. Jagst bei Möckmühl. Kleine *pseudocons.* mit vereinfachter Skulptur, aber auch *bat.*-Skulptur; var. *arenicola* (M.).
L. 50 H. 28 D. 18 mm
49 26 19
46 24 16

91. Jagst bei Herbolzheim. Kleine *pseudoc.* mit vereinfachter Skulptur und *batavoiden* Umrissen; var. *arenicola.* Zwiesele, 18 Stücke (M.).
L. 48 H. 28 D. 18 mm
45 25 17
41 24 14

92. Jagst bei der Kernenmühle. Ausgesprochene *batavus*-Langform mit *pseudoc.*-Skulptur; var. *typica* und *tenuis/arenicola.* Zwiesele, 5 Stücke (M.). L. 48 H. 27 D. 18 mm
44 24 15

93. Jagstkanal bei Jagstfeld. Var. *tenuis* und *arenicola.* D. Geyer, 6 Stükke (M.). L. 42 H. 26 D. 15 mm
41 25 17
40 22 16

94. Mühlbach bei Goldbach. Echte *batavus,* Wirbelskulptur reduziert, Umrisse *batavus,* Wirbel etwas vorgelegt; var. *typica* bis *arenicola,* engringig. Zwiesele 1914, 30 Stücke (M.). L. 63 H. 34 D. 23 mm
61 35 24
41 23 15

95. Mühlbach zwischen Goldbach und Crailsheim. Wie vorige, *pseudoc.* und *batavus* gleichmäßig gemischt. Zwiesele, 210 Stücke (M.).
L. 65 H. 34 D. 25 mm
60 33 24
54 30 18

96. Mühlbach bei Crailsheim. Umrisse vorwiegend *batavus,* Skulpturen meist *pseudoc.,* seltener *batavus,* ganz selten *cytherea.* Zwiesele, 220 Stücke (M.). L. 71 H. 38 D. 29 mm
62 32 23
35 21 13

97. Flinsbach bei Gröningen. Var. *typica* bis *crassa,* Wirbelskulptur schwach *pseudoc.,* teils *batavus.* Form mehr *batavus.* Zwiesele 1914, 159 Stükke (M.). L. 60 H. 31 D. 23 mm
58 31 22
39 22 14

98. Gronach bei Ellrichshausen. Kleine Bachform, var. *crassa* und *tenuis* mit vielen Krüppeln und *rhomboideus*-Formen, engringig, dunkel, im Umriß meist *cytherea,* Skulptur *pseudocons.* Zwiesele, 270 Stücke.

99. Brettach bei Brettheim. Kleine var. *tenuis/arenicola,* etwas *cytherea*-ähnlich, auch in der Skulptur, Mischformen? Zwiesele, 78 Stücke (M.).
L. 49 H. 26 D. 19 mm
46 27 16
35 20 12

100. Brettach bei Biegenstegen. Var. *tenuis/arenicola,* Wirbelskulptur mehr *cytherea,* Umrisse *batavus.* Zwiesele 1914, 12 Stücke (M.).
L. 55 H. 28 D. 19 mm
48 27 18
44 25 15

Unio pictorum L.

Unio pictorum deshayesi Mich.

Die Rheinrasse des *Unio pictorum* L., die sich meist durch ihre elegante Form mit geschwungenem und vorgezogenem Vorderrand auszeichnet, ebenso wie durch die schmale Form und den geraden, an den Wirbeln nicht stark ansteigenden Oberrand, ist heute noch durch ihre Verbreitung im Neckargebiet als ursprüngliche Angehörige des älteren Neckarsystems erkennbar. Sie hat den oberen Neckar nicht erreicht und in Enz und Jagst gerade die untersten Teile besiedelt. Wie im Main hat sie eine Linie, vermutlich des größeren Wasserreichtums wegen eingeschlagen, die in den unteren Kocher führt. Die alten, ehemals zum Donaugebiet und zum Zwischengebiet der *An. suevica* und des *U. pseudoconsentaneus* gehörigen Gebiete der Stufenlandsbäche sind ohne die Art, und in der oberen Jagst wird sie durch die Donaurasse ersetzt. Die weite Lücke, die zwischen den Donauformen und den Rheinformen gerade in der Jagst vorhanden ist — und die keine zufällige Sammellücke darstellt (man vergleiche die Zahl der Zwischenfundorte bei *U. crassus!*), sondern ein wirkliches Fehlen der Art bedeutet — beweist zur Genüge, daß die Art von zwei Seiten her in verschiedenen Rassen in das Jagstgebiet gekommen ist, wobei die Donauformen ihren unmittelbaren Anschluß zur Eger und Wörnitz haben und in Formen auftreten, die eher auf einen Fluß als auf einen mittelgroßen Bach deuten.

1. Mittlerer und unterer Neckar

1. Neckarschleuse bei Pleidelsheim. Reine var. *typica,* „Kanalform", hellgelb, weitringig und langgestreckt, Vorderrand eingezogen. Geyer 1900, Geyer 1911, Taf. 5, Fig. 2; 1927, Taf. 25, Fig. 1; leg. D. Geyer 1920, 5 Stücke (M.).
   L. 93 H. 39 D. 25 mm
   93 37 25
   81 37 23
   41 19 12
2. Neckarbuhne bei Geisingen (gegenüber Pleidelsheim). Geyer 1911, Taf. 3, Fig. 7; Geyer 1900.
3. Neckar bei Pleidelsheim. Geyer 1911, var. *arenicola/crassa,* Umriß abgerundet, Wirbel abgeschliffen, Farbe braungelb, „Buhnenform", leg. D. Geyer 1920, 2 Stücke (M.).
   L. 89 H. 42 D. 26 mm
   81 39 27
4. Neckarkanal bei Besigheim. Var. *typica,* leicht erodiert, groß und langgestreckt, bauchig. Geyer 1911; 1923, 3 Stücke (M.).
   L. 104 H. 44 D. 32 mm
   80 35 29
   62 27 17

5. Neckar bei Walheim. Var. *typica* bis *arenicola/crassa*, große Form. D. Geyer 1921, 3 Stücke; H. Wägele 1933, 8 Stücke (M.).
L. 115 H. 44 D. 31 mm
99 46 31
97 41 31

6. Neckar bei Neckarsulm. Var. *typica*, langgestreckt, weitringig, hellgelb. Zwiesele, 10 Stücke (M.). L. 98 H. 39 D. 27 mm
71 31 21

7. Neckar bei Heilbronn. An der Fähre, var. *typica*, einer schlammigen Stelle im Neckar. Glänzend dunkelgelb, sehr weitringig und flach. H. Wägele 1932, 16 Stücke (M.). L. 92 H. 39 D. 26 mm
90 42 26
88 38 28

8. Neckar bei Heilbronn, Salzhafen. Große Altwasserform, verkürzte var. *typica* in der Jugend, im Alter länger, dunkelgefärbt. Zwiesele (leg. Ertl-Heilbronn), 11 Stücke (M.). L. 103 H. 43 D. 29 mm
101 41 31
75 36 23

9. Zollhafen in Heilbronn. Var. *typica*, meist spitzschnabelig, var. *arenicola*, kürzer und höher. Zwiesele, 58 Stücke (M.).
L. 94 H. 41 D. 27 mm
98 43 28
97 43 28

10. Neckar bei Gundelsheim. Var. *typica/arenicola*, groß, langgestreckt, weitringig und hellgefärbt. Zwiesele, 22 Stücke; Modell 27. 7. 36, spärlich auf dem Baggerkies. L. 103 H. 43 D. 30 mm
100 43 30
98 45 30

11. Neckar bei Eberbach. Var. *typica/arenicola* mit leicht erodiertem Wirbel, flacherer und höherer Schale und stumpfem Schnabel. Zwiesele, 3 Stücke (M.). L. 91 H. 40 D. 25 mm

12. Neckar bei Neckargerach. Var. *typica* bis *arenicola*, „Buhnenform". Zwiesele, 10 Stücke; D. Geyer 1920, 3 Stücke (M.).
L. 97 H. 43 D. 28 mm
90 40 28
89 41 28

13. Sandgrube bei Mauer (Diluvium: Mindel-Riß-Interglazial). In der *Homo-heidelbergensis*-Schicht kleine Formen, ziemlich spärlich. Modell 4. 4. 1926, 1 Schale.

2. Enz

14. Enz bei Bissingen. Kleine Altwasserform, var. *typica/tenuis*. Geyer 1923, 1 Stück (M.). L. 83 H. 37 D. 24 mm

15. Enz-Altwasser bei Bietigheim. Var. *typica/tenuis* und *recurvirostris*,

etwas erodiert, hellgefärbt mit dunklen Anwachsringen. Geyer 1900; 1920, 2 Stücke (M.). L. 106 H. 42 D. 27 mm
99 44 30

3. Kocher

16. Kocher bei Künzelsau. Sehr groß, var. *arenicola* und *typica*. Vielfach wird im Alter nur der Unterrand weitergebaut, so daß die Muscheln hoch und flach erscheinen. D. Geyer 1931, 50 Stücke (M.).
L. 109 H. 50 D. 32 mm
106 50 36
105 46 29

17. Mühlkanal in Künzelsau. Var. *typica/arenicola* mit erweiterter Skulptur. Zwiesele, 43 Stücke (M.). L. 95 H. 42 D. 26 mm
92 41 28
85 37 23

18. Kocher bei Ingelfingen. Var. *typica* und *arenicola*, Flußform. Zwiesele, 12 Stücke (M.). L. 87 H. 35 D. 25 mm
86 38 24
79 35 23

19. Kocher bei Gochsen. Var. *typica*, im Alter *arenicola*, mittelgroß. Zwiesele, 15 Stücke (M.). L. 86 H. 40 D. 27 mm
84 37 23
73 31 22

20. Kocher bei Kochendorf. Var. *arenicola/tenuis*, langgestreckt und flach. Zwiesele 1914, 95 Stücke; leg. Geyer 1920, 2 Stücke (M.).
L. 89 H. 37 D. 24 mm
97 40 27
92 39 28

21. Ohrn bei Ohrnberg. Var. *arenicola/crassa*, teilweise sehr hoch und flach und var. *typica*. Zwiesele, 6 Stücke (M.). L. 95 H. 40 D. 28 mm
93 47 28
88 42 26

4. Jagst

22. Jagst bei der Heuchlinger Mühle. Var. *typica* und, im Alter, *arenicola*. Häufig mit herabgezogenem oder breitem, langem Schnabel. Zwiesele 1914, 38 Stücke (M.). L. 94 H. 39 D. 26 mm
87 38 28
84 36 25

23. Jagst-Kanal bei Jagstfeld. Var. *arenicola/tenuis*, braungelb, Wirbel erodiert, engringig mit herabgezogenem Schnabel. D. Geyer 1921, 14 Stücke (M.). L. 75 H. 33 D. 24 mm
73 32 22
62 28 17

Von Crailsheim aufwärts tritt die Donaurasse der Art auf.

Unio tumidus Retz

Unio tumidus depressus Don.

Die Rheinrasse dieser Art ist schon bei ihrem ersten Auftreten im Pliozän der Rhön als starkschalige Strömungsform charakterisiert. Dementsprechend verhält sie sich auch im Neckargebiet; sie folgt wie im Maingebiete den Linien der Hauptströmung, also dem unteren Neckar und dann dem Kocher. Die Jagst wird von ihr nur im Unterlauf berührt. Bei den Angaben der älteren Autoren ist zu berücksichtigen, daß für diese (Seckendorf, Held) der Name *rostrata* Lam. z.T. für *U. tumidus* galt, meist jedoch für *pictorum*. So sind die Angaben für *rostrata* von Cannstadt und Crailsheim wohl auf *pictorum* zu deuten, und hier überhaupt nicht berücksichtigt. Ich selbst habe den Namen Kobelt's *rhenanus* lange verwendet. Nach seiner Verbreitung gehört *tumidus* wie *pictorum* zur Fauna des unteren Neckar.

1. Mittlerer und unterer Neckar

1. Neckar bei Heilbronn, Salzhafen. Große Altwasserform, var. *typica/crassa*. Zwiesele, 9 Stücke (M.). L. 93 H. 48 D. 34 mm
   90 46 34
   62 33 22
2. Neckar-Altwasser bei Geisingen. Sehr spärlich. Geyer 1900.
3. Neckar oberhalb Gundelsheim. Var. *typica* und *arenicola/crassa*. Zwiesele, 20 Stücke (M.). L. 92 H. 48 D. 34 mm
   91 49 33
   75 40 26
4. Neckar bei Gundelsheim. Große Flußform, var. *crassa*. Zwiesele, 2 Stücke (M.). L. 94 H. 42 D. 32 mm
5. Neckar bei Neckarelz. Mittelgroße Sandschlammform, var. *arenicola/crassa*. Zwiesele, 3 Stücke (M.). L. 71 H. 36 D. 25 mm
6. Neckar bei Eberbach. Var. *typica* und *crassa*. Seibert 1872; Zwiesele, 32 Stücke (M.). L. 88 H. 44 D. 30 mm
   88 42 28
   64 31 21
7. Neckar bei Neckargerach. Var. *crassa* und *typica/arenicola*. Zwiesele, 7 Stücke; Geyer 1920, 2 Stücke (M.). L. 82 H. 41 D. 26 mm
   68 35 21
   68 35 21
8. Neckar bei Heidelberg. Oberhalb der Karl-Theodor-Brücke, var. *crassa/arenicola*. Modell 2.4.1926, 1 Stück (M.). L. 80 H. 42 D. 29 mm
9. Tümpel im Neckarauer Wald bei Mannheim. Var. *typica*, Altwasserform. Voigtländer, 1 Stück (M.). L. 75 H. 37 D. 26 mm

2. Kocher

10. Kocher bei Künzelsau. Var. *arenicola/crassa*. Oberster Fundpunkt nach Zwiesele 1914; D. Geyer 1931, 1 Stück (M.).
L. 90 H. 47 D. 35 mm

11. Kocher bei Ingelfingen. Riesige var. *typica* bis *arenicola*. Zwiesele 1914, 15 Stücke (M.).
L. 110 H. 53 D. 35 mm
109 52 34
106 50 33

12. Kocher bei Niedernhall. Var. *typica/arenicola*. Zwiesele 1914, 8 Stücke (M.).

L.	H.	D. mm
68	36	22
72	35	24

13. Kocher bei Gochsen. Var. *arenicola*, Flußform. Zwiesele, 7 Stücke. (M.).
L. 78 H. 39 D. 26 mm
76 38 26
54 28 18

14. Kocher bei Kochendorf. Var. *arenicola*, Flußform. Zwiesele 1914, 76 Stücke; Geyer 1920, 16 Stücke (M.).
L. 88 H. 39 D. 30 mm
87 44 28
80 38 25
45 22 15

15. Ohrn bei Ohrnberg. Var. *arenicola*, groß und var. *crassa*. Zwiesele 1914, 29 Stücke (M.).
L. 95 H. 46 D. 31 mm
95 42 29
91 47 27

3. Jagst

16. Jagst bei Herbolzheim. Var. *arenicola*, etwas langgestreckt mit herabgezogenem Schnabel. Zwiesele, 2 Stücke (M.).
L. 77 H. 37 D. 26 mm

17. Jagst bei Heuchlinger Mühle. Var. *typica* und *typica/arenicola* mit mittelständigem, starkem Schnabel, etwas verkürzt. Ältere Stücke mehr *arenicola* mit herabgebogenem Schnabel. Zwiesele 1914, 6 Stücke (M.).
L. 69 H. 35 D. 24 mm
59 31 20
62 32 20

18. Jagst-Kanal bei Jagstfeld. Tiefschlammig, var. *arenicola/tenuis*, engringig, etwas erodiert, Schnabel meist herabgezogen. Geyer 1921, 5 Stücke (M.).
L. 71 H. 37 D. 27 mm
65 34 22
64 32 22

Schriftenverzeichnis

Buchner, O.: Beiträge zur Formenkenntnis der einheimischen Anodonten, mit besonderer Berücksichtigung der württemberg. Vorkommnisse. — Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **56**, 1900: 60—190.

— — : Conchologische Mitteilungen. Ebenda, **56**, 1900.

— — : Über individuelle Formenverschiedenheiten bei Anodonten. Ebenda, **65**, 1909: 46.

Carls, S.: Die Flußperlmuschel und ihre Perlen. — Abh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, **22**, 1910.

Geyer, D.: Die Schaltiere zwischen dem Schönbuch und der Alb. — Jahresh. Württ. **46**, 1890: 49—73.

— — : Beiträge zur Molluskenfauna Württembergs. Ebenda, **56**, 1900: 281—301.

— — : Die Molluskenfauna des Neckars. Ebenda, **67**, 1911: 354—371.

— — : Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 3. Aufl., Stuttgart, 1927.

Haas, F.: Die Najadenfauna des Oberrheins vom Diluvium bis zur Jetztzeit. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Frankfurt, **32**, 1910.

Hessling, Th. von: Die Perlenmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

Kobelt, W.: Rossm., Ikonogr., N. F. **17**, 1911.

Levy, F.: Die Entwicklung des Rhein- und Maas-Systems seit dem jüngeren Tertiär. — Ber. naturf. Ges. Freiburg/Br. **23**, 1921.

Reck, H.: Die morphologische Entwicklung der süddeutschen Stufenlandschaft. — Ztschr. deutsch. geol. Ges. 1912.

Scheu, E.: Zur Morphologie der schwäbisch-fränkischen Stufenlandschaft. Stuttgart 1909.

Seckendorf, Graf von: Die lebenden Land- und Süßwassermollusken Württembergs. — Jahresber. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **2**, 1846: 3—39.

Seibert, H.: Molluskenfauna von Eberbach am Neckar. — Nachrichtsblatt 5, 1873.

Seidler, A.: Die Verbreitung der echten Flußperlmuschel (Marg. marg. L.) im fränkischen und hessischen Buntsandsteingebiet. — Ber. Wetterau. Ges. f. Naturk. Hanau, 1922: 83—123.

Weinland, E.: Zur Molluskenfauna von württembergisch Franken. — Jahresh. Württ. 1883: 112—127.

Wilckers, M.: Conchologische Miszellen aus Heidelberg. — Nachr. bl. **41**, 1909.

Zwiesele, H.: Die Verbreitung der Neckar- und Donaumuscheln im Kocher- und Jagstgebiet. — Jahresh. Württ. **70**, 1914: 60—68.

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis VII

Erklärung zu Tafel I

Margaritifera margaritifera L.

Fig. 1: Steinach bei Altneudorf
Fig. 2: Itterbach bei Eberbach.
Fig. 3: Steinach bei Heiligenkreuzsteinach fa. *parvula* Haas
Fig. 4: Ulfenbach bei Affolterbach
Fig. 5: Ulfenbach bei Hirschhorn
Fig. 6: Ulfenbach bei Heddesbach

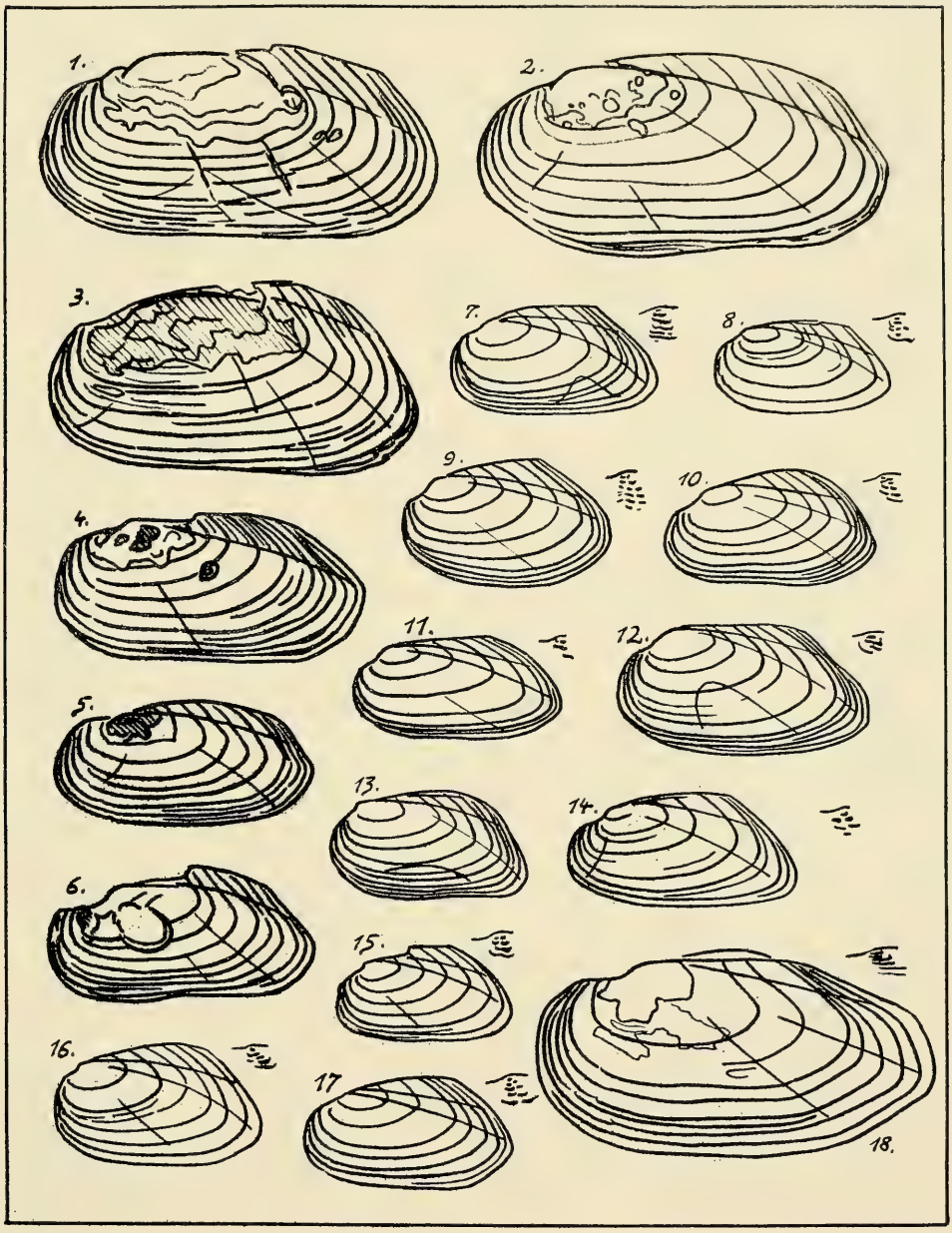
Pseudanodonta complanata elongata Hol.

Fig. 7: Jagst bei Kirchberg
Fig. 8: Jagst bei Möckmühl
Fig. 9: Jagst bei Kernenmühle
Fig. 10: Jagst bei Hohebach
Fig. 11: und 13: Jagst bei Widdern
Fig. 12: Kocher bei Ingelfingen
Fig. 14: Kocher bei Kochendorf
Fig. 15: Jagst zwischen Hohebach und Dörzbach
Fig. 16: Jagst bei Bächlingen
Fig. 17: Jagst bei Schönthal

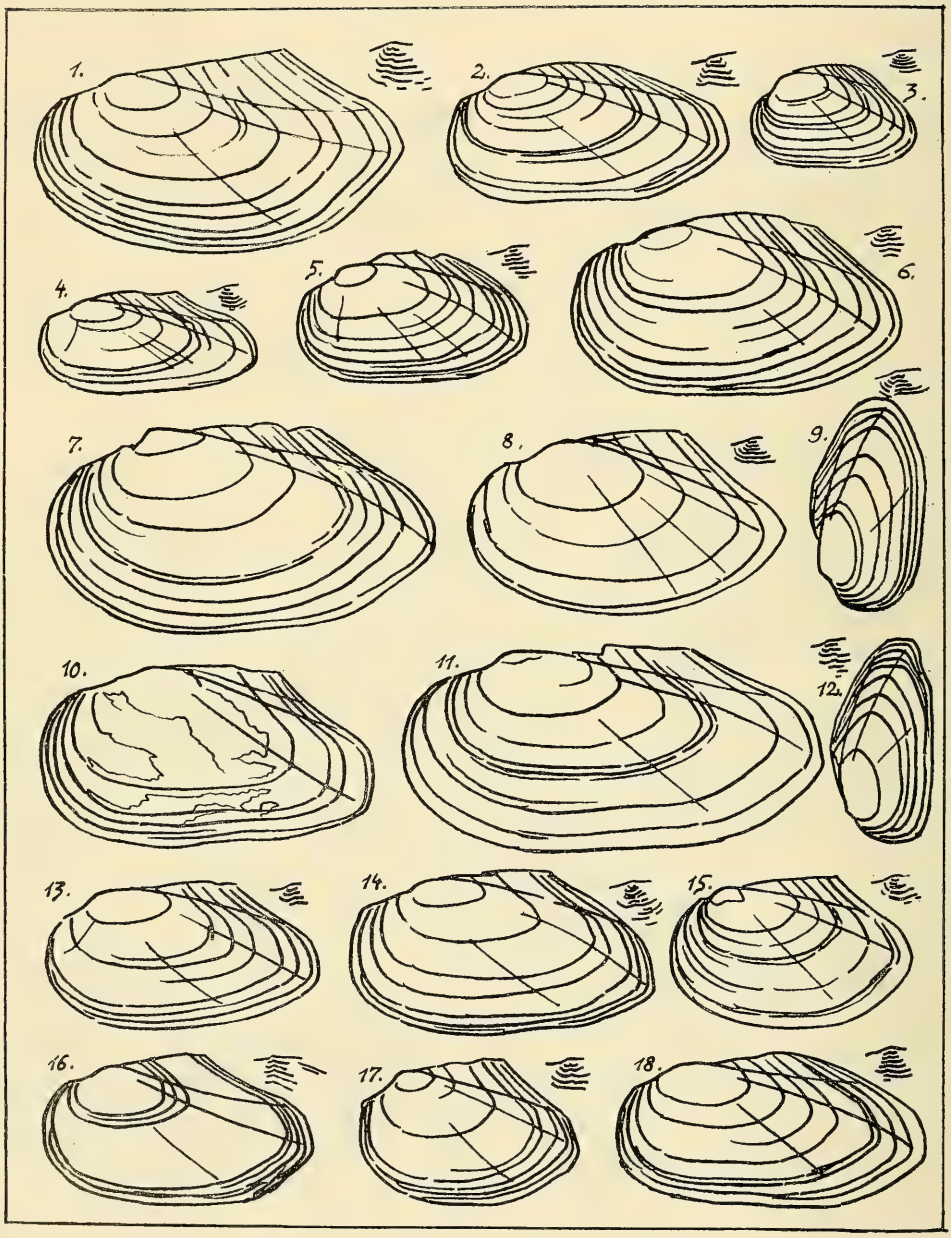
Anodonta anatina avonensis Mont.

Fig. 18: Blaulach bei Tübingen

Tafel I



Tafel II



Erklärung zu Tafel II

Anodonta anatina avonensis Mont.

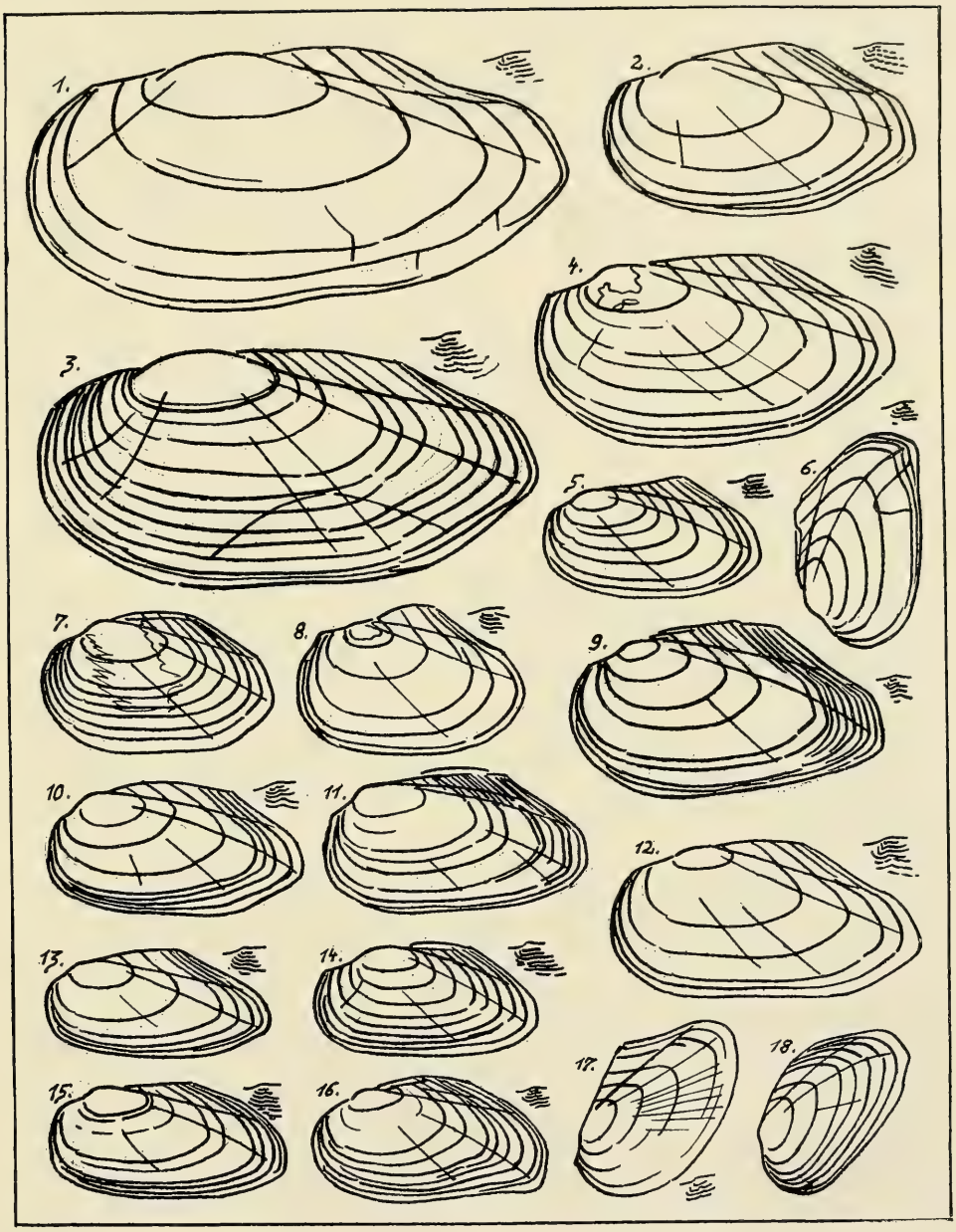
Fig. 1: Unterer Klosterweiher bei Liechtenstein
Fig. 2: Rems bei Waiblingen
Fig. 3: Martertal beim Kurhaus Mönchsbrunnen
Fig. 4: Murr bei Murr
Fig. 5: Murr bei Kirchberg
Fig. 6: Salzhafen Heilbronn
Fig. 7: Oberer Anlagensee in Stuttgart
Fig. 8: Unterer Anlagensee in Stuttgart
Fig. 9: Würm b. Weilderstadt
Fig. 10: Tümpel bei den Dossenheimer Porphyrbrüchen
Fig. 11: Neckar bei Pleidelsheim
Fig. 12: Brettach bei Biegenstegen
Fig. 13: Neckar bei Heidelberg
Fig. 14: Neckar ob. Gundelsheim
Fig. 15: Zollhafen Heilbronn
Fig. 16: Neckar bei Heilbronn
Fig. 17: Mannheim, Neckarauer Wald
Fig. 18: Goldbach bei Sindelfingen
Zur fa. *suevica* Kob. gehören davon Fig. 4, 9, 12.

Erklärung zu Tafel III

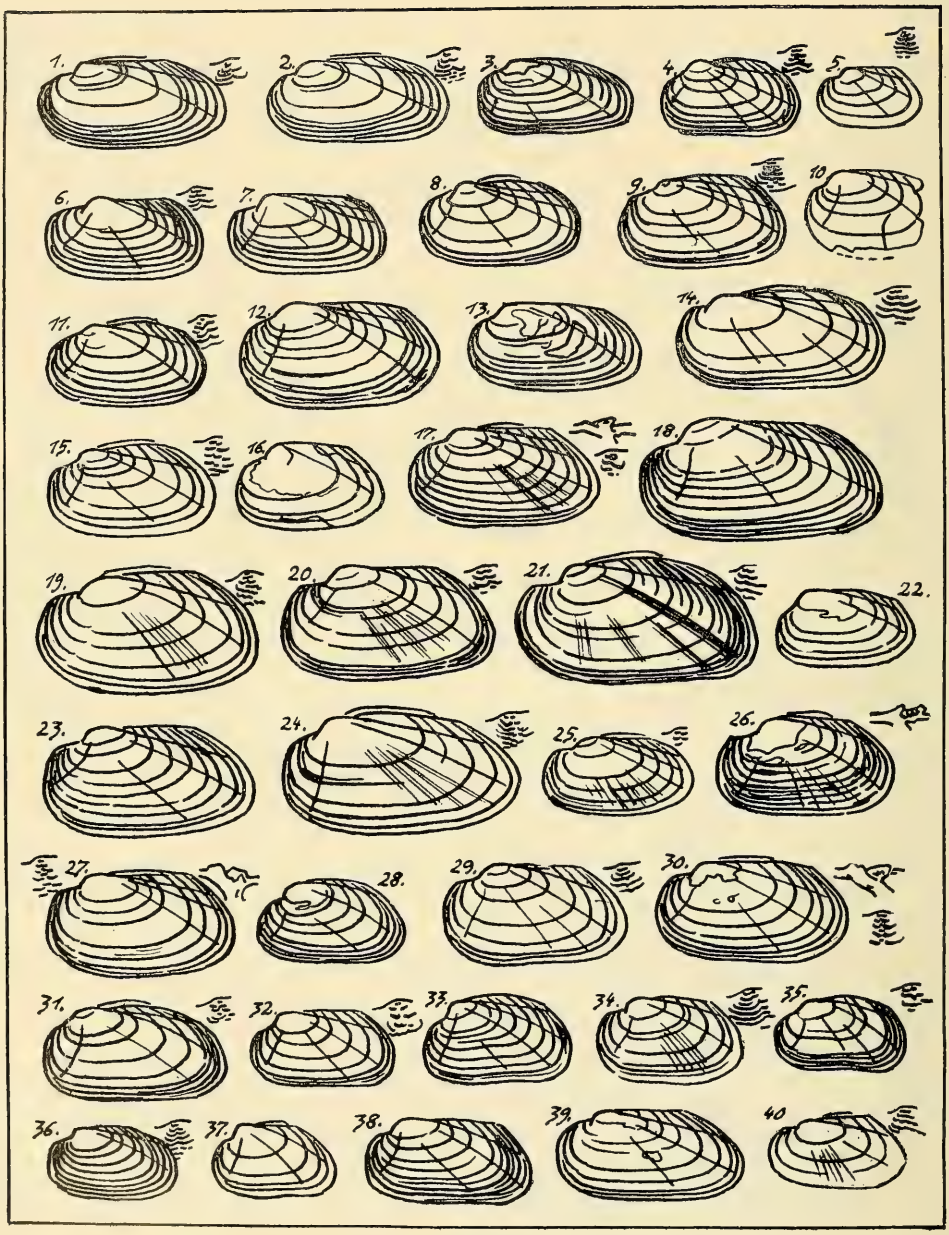
Anodonta anatina avonensis Mont.

Fig. 1: Weiher bei Wolpertshausen
Fig. 2: Kocher bei Gelbingen
Fig. 3: Asbacher Weiher
Fig. 4: Pfaffensee bei Stuttgart
Fig. 5: Gronach bei Ellrichshausen
Fig. 6: Kocher bei Gochsen
Fig. 7: Planbach bei Magstadt
Fig. 8: Neusee bei Solitude
Fig. 9: Kocher bei Künzelsau
Fig. 10: Kocher bei Ingelfingen
Fig. 11: Kocher bei Kochendorf
Fig. 12: Jagst, Mühlkanal bei Herbolzheim
Fig. 13: Jagst bei Möckmühl
Fig. 14: Mühlbach bei Crailsheim
Fig. 15: Jagst bei Schönthal
Fig. 16: Jagst b. d. Heuchlinger Mühle
Fig. 17: Jagstkanal bei Jagstfeld
Fig. 18: Bühler bei Obersontheim
Zur fa. *suevica* Kob. gehören Fig. 5, 6, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 18.

Tafel III



Tafel IV


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40

Erklärung zu Tafel IV

Unio crassus nanus Lam.

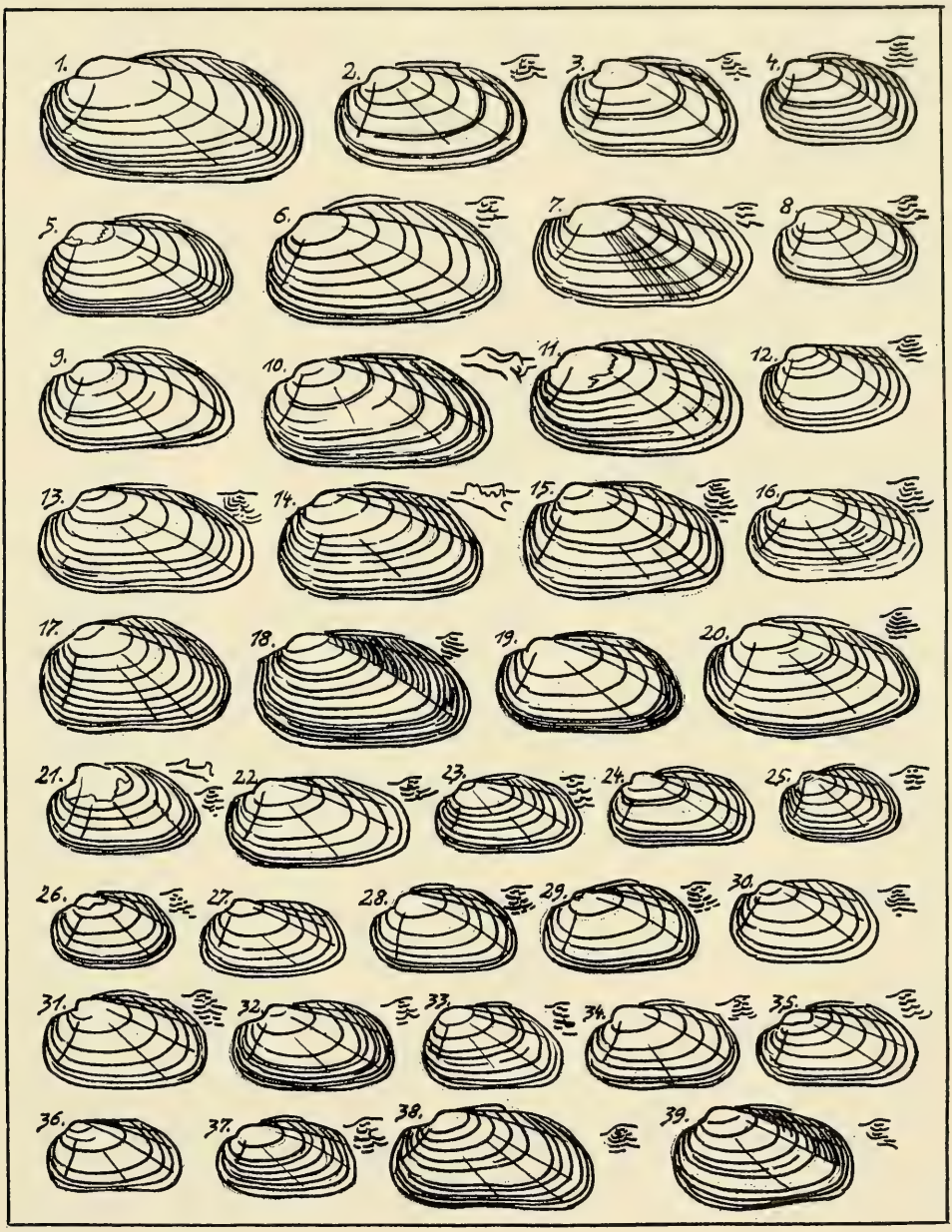
Fig. 1/2: Stunzbach bei Rosfeld
Fig. 3: Eschach bei Dunningen
Fig. 4: Eschbach zwischen Stetten und Horgen
Fig. 5: Lein bei Schluchtern
Fig. 6: Schichem bei Schömberg
Fig. 7: Alte Prim bei Göllsdorf
Fig. 8: Krollbach
Fig. 9: Mühlkanal bei Hochdorf
Fig. 10: Sandgrube bei Mauer (Diluv.)
Fig. 11: Murr bei Kirchberg
Fig. 12: Mühlgraben der Murr zwischen Hof und Lembach
Fig. 13: Rems bei Beinstein
Fig. 14: Rems bei Waiblingen
Fig. 15: Schozach bei Ilsfeld
Fig. 16: Sandgrube zwischen Böckingen und Klingenberg
Fig. 17: Neckar bei Altbach
Fig. 18: Neckar bei Besigheim
Fig. 19: Neckar bei Geisingen
Fig. 20: Schleuse Pleidelsheim
Fig. 21: Zollhafen Heilbronn
Fig. 22: Neckar bei Heilbronn
Fig. 23: Neckar bei Neckarsgmünd
Fig. 24/25: Neckar bei Neckargerach
Fig. 26: Mannheim, Neckarauer Wald
Fig. 27: Goldbach bei Böblingen
Fig. 28: Glems bei Leonberg
Fig. 29: Martertal bei Mönchsbrunnen
Fig. 30: Planbach bei Magstadt
Fig. 31: Goldbach bei Sindelfingen
Fig. 32: Würm bei Merklingen
Fig. 33: Würm bei Mauren
Fig. 34: Würm, Mühlkanal bei Schloß Mauren
Fig. 35: Würm zwischen Schaffhausen und Döffingen
Fig. 36: Würm bei Weilderstadt
Fig. 37: Würm bei Aidlingen
Fig. 38: Rems bei Neckarrems
Fig. 39: Neckar bei Eberbach
Fig. 40: Salinenkanal Kochendorf
Zur fa. *pseudoconsentaneus* Geyer gehören: Fig. 5, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 28, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39

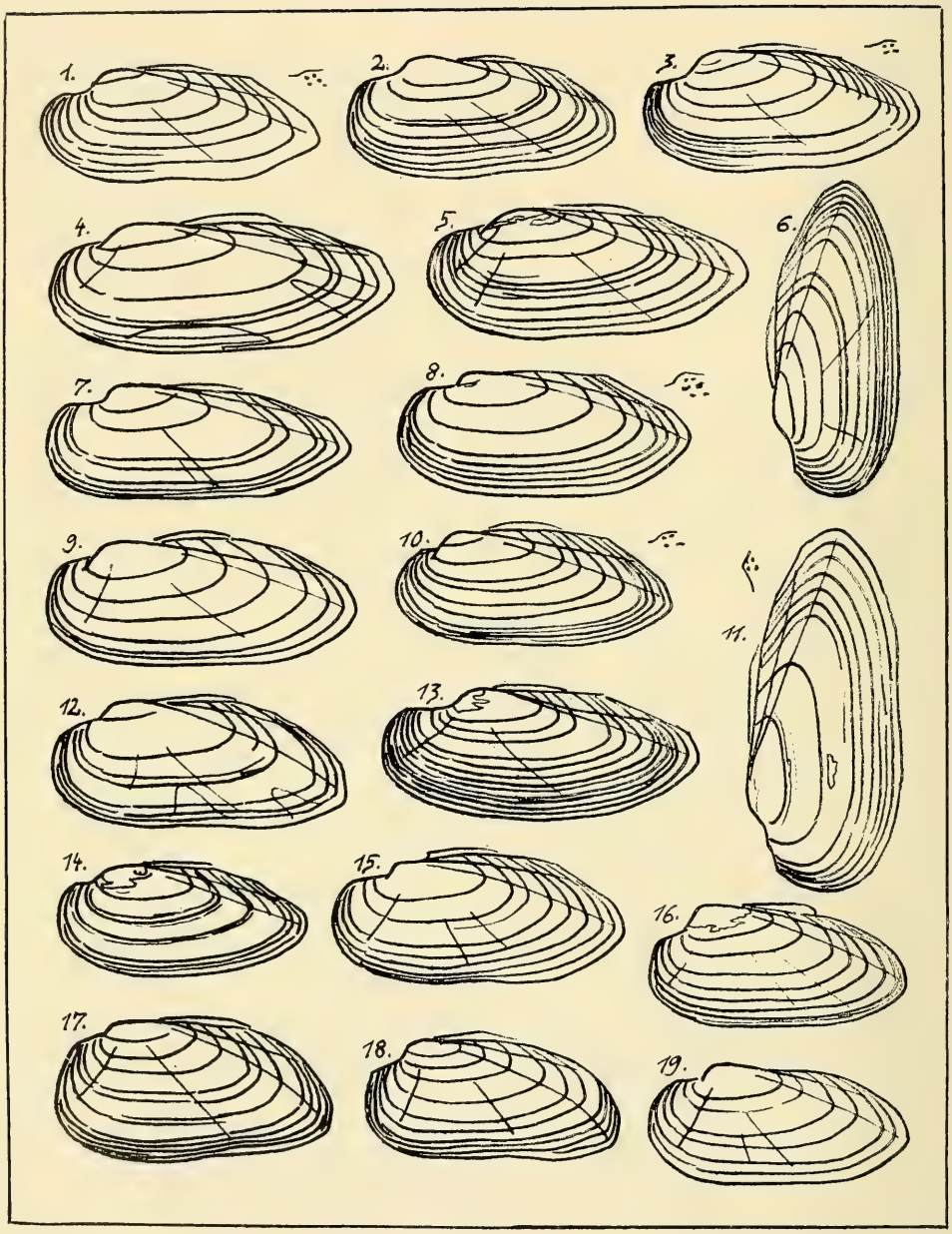
Erklärung zu Tafel V

Unio crassus nanus Lam.

Fig. 1: Kocher bei Hall
Fig. 2: Kocher bei Gaildorf
Fig. 3: Kocher bei Ottendorf
Fig. 4: Biberach bei Michelfeld
Fig. 5: Kocher bei Gochsen
Fig. 6: Kocher bei Künzelsau
Fig. 7: Kocher bei Ingelfingen
Fig. 8: Kocher bei Tullau
Fig. 9: Kocher bei Niedernhall
Fig. 10: Kocher bei Ohrnberg
Fig. 11: Kocher bei Kochendorf
Fig. 12: Brettach bei Brettach
Fig. 13: Schmerach bei Ilshofen
Fig. 14: Ohrn bei Ohrnberg
Fig. 15: Windischenbach
Fig. 16: Nesselbach bei Markertshofen
Fig. 17: Pfedelbach
Fig. 18: Mühlkanal
Fig. 19: Michelbach
Fig. 20: Mühlbach bei Crailsheim
Fig. 21: Gronach bei Ellrichshausen
Fig. 22: Flinsbach bei Gröningen
Fig. 23: Brettach bei Brettheim
Fig. 24: Brettach bei Biegenstegen
Fig. 25: Jagstkanal bei Jagstfeld
Fig. 26: Jagst bei Ellwangen
Fig. 27: Jagst bei Kernenmühle
Fig. 28: Jagst bei Kirchberg
Fig. 29: Jagst bei Hohebach
Fig. 30: Jagst bei Herbolzheim
Fig. 31: Jagst bei Bieringen
Fig. 32: Jagst bei Schönthal
Fig. 33: Jagst bei Widdern
Fig. 34: Jagst bei Möckmühl
Fig. 35: Jagst bei Heuchlinger Mühle
Fig. 36: Jagst bei Bächlingen
Fig. 37: Jagst zwischen Hohebach und Dörzbach
Fig. 38: Mühlbach zwischen Goldbach und Crailsheim
Fig. 39: Mühlbach bei Goldbach
Zu *pseudoconsentaneus* Geyer gehören z. B. Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 8, 13, 14, 15, 17, 18, 21, 22, 23—37

Tafel V


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.

Erklärung zu Tafel VI

Unio pictorum deshayesi Mich.

Fig. 1: Neckarschleuse bei Pleidelsheim
Fig. 2: Neckar bei Pleidelsheim
Fig. 3: Neckar bei Heilbronn
Fig. 4: Neckar bei Walheim
Fig. 5: Neckarkanal bei Besigheim
Fig. 6: Salzhafen bei Heilbronn
Fig. 7: Neckar bei Neckarsulm
Fig. 8: Zollhafen Heilbronn
Fig. 9: Neckar bei Gundelsheim
Fig. 10: Neckar bei Eberbach
Fig. 11: Kocher bei Künzelsau
Fig. 12: Neckar bei Neckargerach
Fig. 13: Enz-Altwasser bei Bietigheim
Fig. 14: Enz bei Bissingen
Fig. 15: Kocher-Mühlkanal bei Künzelsau
Fig. 16: Kocher bei Gochsen
Fig. 17: Ohrn bei Ohrnberg
Fig. 18: Jagst bei der Heuchlinger Mühle
Fig. 19: Kocher bei Ingelfingen

Erklärung zu Tafel VII

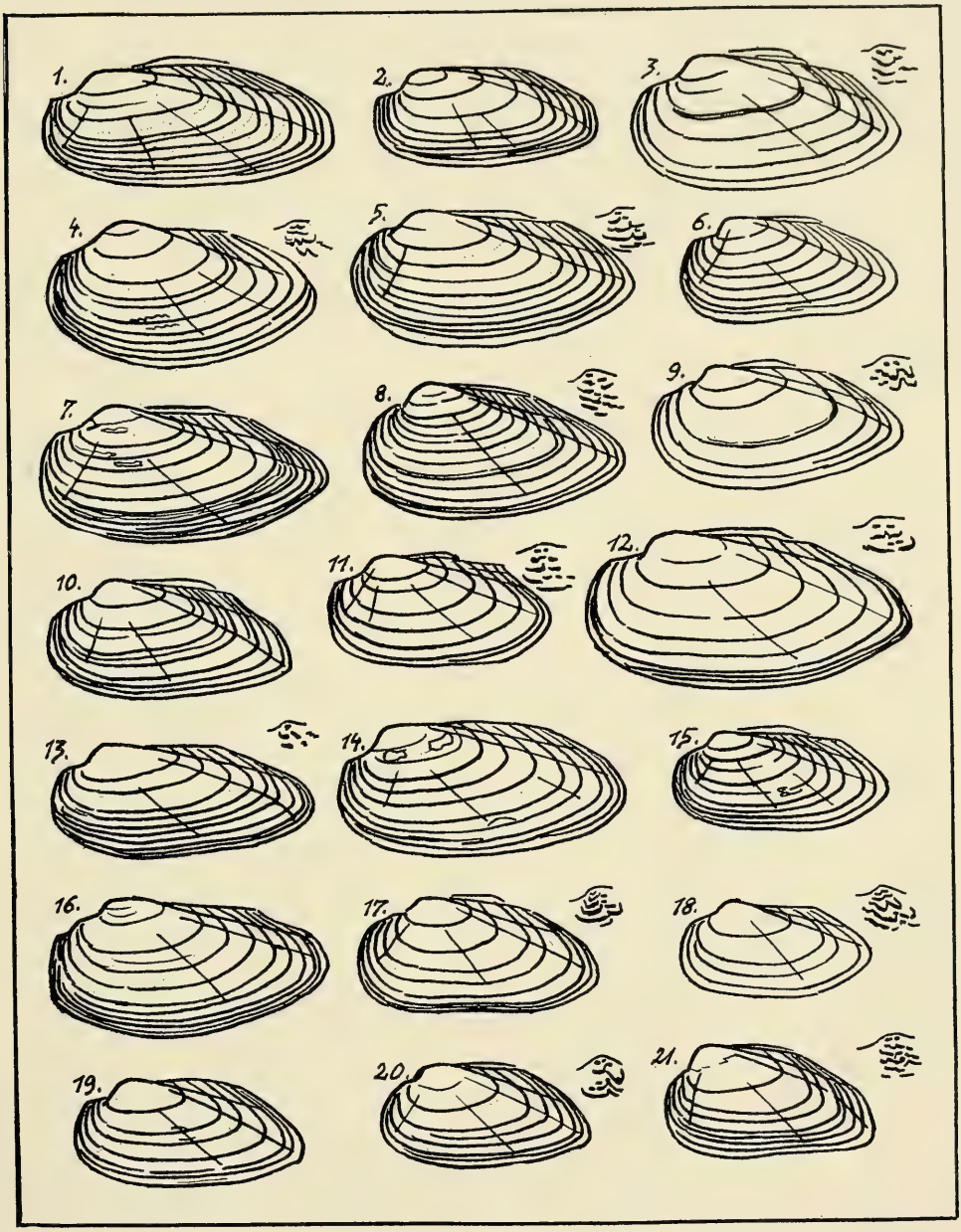
Unio pictorum deshayesi Mich.

Fig. 1: Kocher bei Kochendorf
Fig. 2: Jagstkanal bei Jagstfeld

Unio tumidus depressus Don.

Fig. 3/4: Neckar oberhalb Gundelsheim
Fig. 5: Neckar bei Heilbronn
Fig. 6: Neckar bei Neckarelz
Fig. 7: Neckar bei Gundelsheim
Fig. 8: Neckar bei Eberbach
Fig. 9: Neckar bei Neckargerach
Fig. 10: Neckar bei Heidelberg
Fig. 11: Mannheim, Neckarauer Wald
Fig. 12: Kocher bei Ingelfingen
Fig. 13: Kocher bei Kochendorf
Fig. 14: Ohrn bei Ohrnberg
Fig. 15: Kocher bei Niedernhall
Fig. 16: Kocher bei Künzelsau
Fig. 17: Kocher bei Gochsen
Fig. 18/20: Jagst bei Heuchlinger Mühle
Fig. 19: Jagst bei Herbolzheim
Fig. 21: Jagstkanal bei Jagstfeld

Tafel VII



VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG

MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY

JAN 13 1975

HARVARD
UNIVERSITY

Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae

(Pisces, Perciformes, Anabantoidei, Belontiidae)

Teil I

von

Gerhard Benl und **Fritz Terofal**

(Mit 3 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 139—165	München, 15. Juni 1974

Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae

(Pisces, Perciformes, Anabantoidei, Belontiidae)

Teil I

von

Gerhard Benl und **Fritz Terofal**

(Mit 3 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 139—165	München, 15. Juni 1974

Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae

Teil I

von

Gerhard Benl und **Fritz Terofal**

I. Einführung und allgemeine Übersicht

1. Taxonomie

Nach neuerer Erkenntnis (K. F. Liem 1963) vertreten die beiden von uns behandelten Arten, *Belontia hasselti* (Cuvier) und *B. signata* (Günther), die aus einer Gattung bestehende Unterfamilie Belontiinae. Diese bildet gemeinsam mit zwei weiteren Unterfamilien, den Macropodinae (Gattungen *Macropodus, Betta, Trichopsis, Ctenops, Parosphromenus, Malpulutta u.* a.) und den Trichogasterinae *(Sphaerichthys, Parasphaerichthys, Colisa, Trichogaster* u. a.), die Familie Belontiidae, der demnach alle Gattungen der Osphronemidae i. S. Jordans (1923: 176) — *Osphronemus* selbst ausgenommen — angehören.

Die Anabantoidei (Labyrinthici ex parte), Unterordnung der Perciformes (L. S. Berg 1947, 1958), umfassen nunmehr außer den Anabantidae *(Anabas, Ctenopoma, Sandelia)* auch die Helostomatidae *(Helostoma)*, die Osphronemidae s. n. *(Osphronemus)* und als größte Familie die der Belontiidae. Die ebenfalls zu den „Labyrinthern" zählende monotypische Gattung *Luciocephalus* war schon von Berg (1947: 325, 486) zur Vertreterin der eigenen Unterordnung Luciocephaloidei (Labyrinthici ex parte) erhoben worden (s. a. Liem 1967: 132).

Diese neue Klassifizierung (s. a. P. H. Greenwood et al. 1966, R. J. Goldstein 1971) basiert nicht auf äußeren Merkmalen, sondern stützt sich auf vergleichend osteologische Daten, wie sie durch Liems sorgfältige Untersuchungen zutage gefördert wurden; sie finden sich in bester Übereinstimmung mit den durch andere Betrachtungsweisen fundierten phylogenetischen Vorstellungen.

2. Nomenklatur

Belontia hasselti war 1831 von G. de Cuvier unter der Bezeichnung „Le *Polyacanthe de Hasselt (Polyacanthus Hasselti,* nob.)" beschrieben worden: „Un troisième poisson* à branchies labyrinthiformes, et très-semblable à *l'hélostome,* a aussi été envoyé de Java au Musée royal des Pays-Bas

*) Die beiden anderen waren Vertreter der Gattungen *Helostoma* und *Anabas.*

par MM. Kuhl et Van Hasselt, qui lui avaient donné le nom générique de *polyacanthe*, à cause du grand nombre des rayons épineux de sa dorsale et de son anale. Nous conservons cette dénomination à un petit genre, dans lequel entre cette espèce, et qui se distingue des *hélostomes* par ses mâchoires armées de dents, de l'*anabas* par l'absence de dentelures aux opercules, et des *colisa* par les cinq rayons mous de ses ventrales."

Zwei Jahre vorher (1829: 227) hatte Cuvier den Gattungsnamen „*Polyacanthus* Kuhl" in die Literatur eingeführt; der neuen Gattung wurden 1831 auch „*Polyacanthus cupanus* Cuv." (Le *Polyacanthe d'Arian-Coupang)* und „*Polyacanthus chinensis* Cuv." (syn. *Chaetodon chinensis* Bloch 1801) zugerechnet (s. a. Canestrini 1860: 705).

P. Bleeker (1850: 3; 1851: 423; 1852: 409; 1854: 59, 73; 1855: 162; 1855: 162; 1859b: 83; 1879: 12), J. Canestrini (1860: 704), F. Day (1878: 371; 1889: 367), L. Vaillant (1893: 102), C. T. Regan (1909: 772), F. G. A. Boulenger (1904: 669), G. Duncker (1904: 162; 1912: 255), D. S. Jordan (1923: 176), P. E. P. Deraniyagala (1929: 104) u. a. übernahmen diese Gattung. A. Günther (1861: 378) gliederte ihr außer *hasselti* und seinem neubeschriebenen *Polyacanthus signatus,* außer „*Polyacanthus opercularis*" (syn. *Labrus opercularis* L., *Chaetodon chinensis* Bloch, *Polyacanthus chinensis* Cuv., *Macropodus ocellatus* Cant.) und „*Polyacanthus cupanus*" auch „*P. deissneri*" (syn. *Osphromenus deissneri* Bleeker 1859a: 376) ein. Darüber hinaus suchte er den Formenkreis dieses Genus durch Einbeziehung von *Macropodus (Macropus) viridi-auratus* Lacép. auszuweiten: „This may prove to be a domestic variety of a species of „*Polyacanthus*" (s. a. 1886: 367—368).

Nach M. Blanc (1963: 73) liegt „*Polyacanthus* (Kuhl et van Hasselt) Cuvier" im Muséum National d'Histoire Naturelle zu Paris in Syntypen zweier Arten vor, des „*Polyacanthus cupanus* Cuvier-Valenciennes" = „*Macropodus opercularis* (L.)" und des „*Polyacanthus Hasselti* Cuvier-Valenciennes". Doch hatte bereits P. Bleeker 1879 festgestellt: „Les *Polyacanthus* ne comprennent jusqu' ici que deux espèces, le *Polyacanthus Hasseltii* CV. et le *Polyacanthus signatus* Günth."

D. S. Jordan stellte 1923 eine durch die Gattung *Polyacanthus* verkörperte Familie der Polyacanthidae auf, nachdem schon 1893 von Th. Gill (p. 135) die Polyacanthinae als Unterfamilie der „Osphromenidae Cope, 1871" konstituiert waren.

Eine endgültige Klärung der nomenklatorischen Verhältnisse wurde von G. S. Myers (1923: 63; s. a. 1926: 99) herbeigeführt: C. T. Regan (1909: 772) und M. Weber & L. F. de Beaufort (1922: 337) have „used *Polyacanthus* (Kuhl) Cuvier, 1829, for *Polyacanthus hasselti* Cuv. & Val., as a genus distinct from *Macropodus* Lacépède, 1803. The type (logotype) of *Polyacanthus* is *Chaetodon chinensis* Bloch, a synonym of *Labrus opercularis* Linn. The type of *Macropodus* is *M. viridi-auratus* Lac., which is congeneric with *Labrus opercularis.* Both Regan and Weber & de Beaufort regard the two species as identical. If this be true, *Polyacanthus* is a

synonym of *Macropodus* and the *hasselti* group is apparently without an available generic name."

Als neuer Gattungsname wird ***Belontia*** Myers, abgeleitet von *Belontja,* einer der einheimischen Bezeichnungen für *hasselti* in Palembang, aufgestellt: „To supply the deficiency, *Belontia,* new generic name, is here proposed. There are two species in the genus, *B. hasselti* (type species) and *B. signata* (Günther)".

Der Familienname Polyacanthidae mußte nach Art. 5 des Int. Code Zool. Nomencl. (E. T. Schenck et al. 1956: 33) durch Belontiidae ersetzt werden; diese Änderung nahm K. F. Liem (1963: 40) vor.

3. Variabilität

Die zwei in Südostasien beheimateten *Belontia*-Arten zeichnen sich durch eine außergewöhnliche Fähigkeit des Farbwechsels aus — innerhalb der Anabantoideen durchaus kein seltenes Phänomen (s. S. Forselius 1957: 137). Beide können — je nach Milieueinflüssen bzw. ihrer psychischen Verfassung — einheitliche, unscheinbare, lehmfarbene Töne aufweisen oder dunklere, grünliche, oft auch metallisch blauviolette oder in anderen Farben irisierende Flanken zeigen. In gewissen Erregungsstadien, vor allem aber in Schlafstellung treten dunkelbraune bis tiefschwarze, mehr oder minder unterbrochene Querstreifen hervor; gleichzeitig kann sich der Untergrund, besonders nach der Bauchseite hin, deutlich aufhellen. Bei längerdauerndem physischem und psychischem Unbehagen nehmen die Fische eine gleichmäßig dunkle Farbe an; ehe sie (eines natürlichen Todes) sterben, werden sie völlig schwarz. Nicht selten läßt sich — besonders an lebendem Material — ein schwarzbrauner, mehr oder weniger ausgeprägter Ocellus unterhalb der weichen Rückenflosse beobachten. An jungen Exemplaren, wo er besonders groß wirkt, trifft man ihn fast immer, doch kann er sehr wohl auch an erwachsenen, geschlechtsreifen Tieren auftreten und dann, meist im Zusammenspiel mit dem übrigen Farbwechsel, vorübergehend verblassen. — Hinzu kommt bei beiden Arten eine beträchtliche Variabilität hinsichtlich der von Individuum zu Individuum wechselnden Körperform.

Während aber *Belontia signata* (D XVI—XVIII/7—10; A XIV—XVII/9—12), von sehr jungen Exemplaren abgesehen, an den überlangen, den Rand der Caudale überragenden Flossenstrahlen sofort und unverkennbar zu diagnostizieren ist*, kann das typische äußerliche Merkmal von *B. hasselti* (D XVI—XX/10—13; A XV—XVII/11—13), nämlich ein eigenartiges Wabenmuster an den rückwärtigen Partien, bei einzelnen Individuen stets, bei anderen in gewissen Phasen abgeschwächt sein bzw. völlig verschwinden; an konserviertem Material ist es oft nur noch andeutungsweise vorhanden.

*) Bei dem in „Aquarium Digest International" 2 (1) : 3, 1973, als *Belontia hasselti* ausgegebenen Fisch (phot. B. Kahl) handelt es sich eindeutig um *Belontia signata.*

4. Synonymie

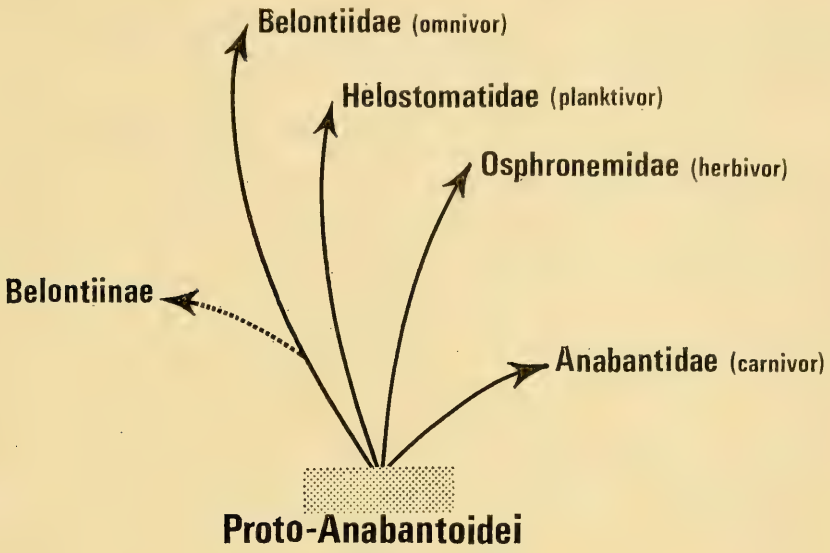
Es erscheint daher verständlich, daß man die keineswegs einheitliche Spezies *signata* nicht aufzugliedern suchte, während umgekehrt die nach Körperbau und Färbung wesentlich homogenere Art *hasselti* mit fünf verschiedenen Namen belegt wurde. So beschrieb P. Bleeker 1851 einen „*Polyacanthus Einthovenii* Blkr." („colore corpore pinnisque profunde viridi; lateribus maculis vel striis verticalibus brevibus sparsis nigris ... pinna caudali membrana nigro punctulata"), 1855 einen „*Polyacanthus Helfrichii* Blkr." („colore corpore pinnisque violascente-viridi"), einfarbig wie „*Polyacanthus Hasseltii* CV." nach Cuviers Originalbeschreibung („Ce poisson paraît dans la liqueur d'un brun-clair uniforme").

A. Günther (1861: 378—379) behandelte Bleekers Neuheiten weiterhin als selbständige Arten. *P. hasselti:* „The height of the body is nearly one-half of the total length (the caudal fin not included) ... Coloration uniform." *P. einthovenii:* „The height of the body is contained twice and three-fourths in the total length ... Green, with black vertical stripes; a round black spot on the middle of the base of the soft dorsal fin; caudal membrane dotted with black." *P. helfrichii:* „The height of the body is two-fifths of the total length ... Coloration uniform." Bleeker selbst stellte „*Einthoveni*" und „*Helfrichi*" später (1879: 3, 13) in die Synonymie von „*Hasseltii*", gemeinsam mit einem „*Polyacanthus Kuhli* Blkr., nom. tant." und „*Polyacanthus olivaceus* V. Hass., Icon. ined.".

L. Vaillant (1893: 102) findet das für die „var. *Einthoveni* (errore *Enthovenii*) de Bleeker" angegebene (Schachbrett-) Muster auch bei „*Polyacanthus Hasseltii,* Cuvier et Valenciennes": „La caudale, ainsi que les portions molles de la dorsale et de l'anale, est couverte de taches disposées en quinconce et formant sur certains points une élégante réticulation à mailles hexagonales."

5. Phylogenie

Liems osteologische Studien ergaben, daß die im wesentlichen carnivoren Anabantiden mit ihrer relativ großen Mundöffnung, mit ihren kaum vorstreckbaren Kiefern, der geringen Zahl von Kiemenreusen, aber mit gut ausgebildeter Bezahnung, als die ursprünglichste Familie innerhalb der Anabantoidei zu betrachten sind. Aus den heutigen Anabantiden (im besonderen *Anabas*) ähnlichen Vorfahren **(Proto-Anabantoidei)** dürften sich die drei übrigen Familien, vermutlich im Alttertiär, auf getrennten Wegen entwickelt haben. Innerhalb der bereits stärker spezialisierten, vielfach omnivoren Belontiiden mit einem immer ausgeprägteren Vorstreckmechanismus ihrer Kiefer, einer allmählichen Rückbildung der Bezahnung (an Praevomer und Palatinum) und einer Vermehrung der Zahl der Kiemenreusen stellen die Belontiinen, vor allem bezüglich des Schädelbaues (Liem 1963: 48, 56,



65), einen noch relativ ursprünglichen Typus dar*. Sie tragen in mancher Hinsicht intermediäre Züge zwischen einer gemeinsamen, bisher noch unbekannten Urform** und den progressiveren Unterfamilien, den Macropodinen und Trichogasterinen. Eine Reihe signifikanter Unterschiede gegenüber anderen Genera der Familie legt andererseits den Schluß nahe, daß unsere Gattung schon frühzeitig*** einen Eigenweg der Evolution einschlug, „that *Belontia* forms an early, sterile, side branch of the main evolutionary line".

*) P. E. P. Deraniyagala (1937: 351) diskutiert verwandtschaftliche Beziehungen seiner neubeschriebenen Gattung *Malpulutta* zu *Macropodus*, zu *Belontia*, zu *Sphaerichthys*, und schließt mit der Feststellung: „A genus of small, fresh water fishes intermediate between *Macropodus* Lacépède, and *Sphaerichthys* Canestrini". Dazu Liem (1963: 45—46): „Deraniyagala stated that *Malpulutta* is related to *Belontia* and *Macropodus*, and that *Sphaerichthys* is the genus most closely related to *Malpulutta*. There is, however, no supporting evidence for this hypothesis. *Belontia* and *Macropodus* are very distantly related to each other, as shown . . . *Sphaerichthys* differs in many ways from *Macropodus*. *Malpulutta* and *Parosphromenus* are tentatively placed between *Macropodus* and *Spaerichthys*".

**) Von einem Proto-Anabantoideenstamm ist, bevor dieser die Fähigkeit zur Luftatmung erlangte, mit großer Wahrscheinlichkeit die Familie der Badidae mit der Typusart *Badis badis* abzuleiten (s. Barlow-Liem-Wickler 1968).

***) Darauf, daß *Belontia* den Vertretern der carnivoren Anabantiden näher steht, deutet auch ihr Nahrungsbild. So schreibt R. Geisler (1967: 571) über *Belontia signata:* „Diese Art war in der untersuchten Größe typisch carnivor. Zur Laichzeit ist sie sehr wahrscheinlich ein starker Jungfisch-Räuber", eine Feststellung, die schon 1935 von H. Randow getroffen und auf alle „Labyrinther" ausgedehnt worden war. Die von uns (getrennt) beobachteten Fische beider *Belontia*-Arten machten, so oft sie dazu Gelegenheit hatten, abendliche Jagd auf Guppys, an der sich zuweilen mehrere Tiere gleichzeitig beteiligten.

6. Gattungsdiagnose

Körper länglich eiförmig, seitlich stark abgeflacht. Körperhöhe 1,8—2,7mal in der Standardlänge (Stdl = Totallänge [Ttl] minus Schwanzflossenlänge). Kopf 2,7—3,6 in der Stdl enthalten; Profil etwas stumpf. Augendurchmesser 2,8—4,5mal in der Kopflänge enthalten, fast gleich mit der Schnauzenlänge. Schnauzenprofil konvex. Interorbitale gleich oder ein wenig größer als Augendurchmesser, gewölbt. Mundspalte relativ klein, schräg nach oben gerichtet, reicht nicht über den Augenvorderrand hinaus. Kiefer (Praemaxillare und Dentale) fast gleichlang, Unterkiefer mit zunehmendem Alter leicht vorstehend; noch wenig vorstreckbar: Praemaxillarfortsatz kürzer als das Praemaxillare; beide Kiefer mit zwei Reihen festsitzender, kleiner, kegelförmiger Zähnchen hinter einer einzigen äußeren Reihe größerer kegelförmiger Zähne. Maxillare bei geschlossenem Mund fast gänzlich vom Praeorbitale bedeckt. Vorderer Gaumen (Praevomer und Palatinum) ohne Bezahnung. Auf dem Pharyngealfortsatz des Parasphenoids 8—10 Zähne. Supraoccipitalkamm vorhanden; das Supraoccipitale ist mit den Exoccipitalia verbunden. Der Pharyngealfortsatz des Basioccipitale ist mit demjenigen des Parasphenoids nicht verbunden. Die Pterosphenoide sind miteinander vereinigt. Die Epiotica reichen nicht bis zum Foramen magnum. Das Metapterygoid ist über das Symplecticum mit dem Hyomandibulare verbunden. Sechs Kiemenhautstrahlen, von denen der letzte (6.) mit dem Epihyale verbunden ist. Die nackenwärts gerichtete Ausdehnung der Suprabranchialhöhle wird von den ersten sechs Dornfortsatzrippen (Epipleuralia) gestützt. Der Suborbitalring wird von den Suborbitalia 2—5 gebildet. Rand des Praeorbitale mit oder ohne Zähnchen (Artmerkmal, s. Bestimmungsschlüssel); Praeoperculum zumindest in seiner unteren Hälfte fein gezähnelt; Sub-, Inter- und Operculum ohne Zähnelung; gesamter Vorderrand des Operculums an das Praeoperculum anstoßend.

Schuppen relativ groß, regelmäßig angeordnet, 27—33 in einer mittleren Längsreihe, auf dem Kopf cycloid, auf dem Körper ctenoid. Seitenlinie vollständig, mit zwei stufenförmigen Biegungen, oder unterhalb der Rückenflossenmitte unterbrochen.

Rückenflosse lang, vorne von 16—20 Stachelstrahlen, im rückwärtigen Teil von 7—13 gefiederten Gliederstrahlen gestützt; gliederstrahliger Teil der Rückenflosse hinten in eine Spitze auslaufend, je nach Alter und Geschlecht mehr oder weniger verlängert, an der Basis beschuppt. Afterflosse lang, ähnlich gebaut, ihr Ansatz hinter dem der Rückenflosse, vorn mit 14—17 Stachel-, hinten mit 9—13 Gliederstrahlen; gliederstrahliger Teil ebenfalls mehr oder weniger verlängert, an der Basis beschuppt. Schwanzflosse langgestreckt, je nach Alter mit mehr oder weniger rundlichem Hinterrand, mit oder ohne verlängerte mittlere Flossenstrahlen (Artmerkmal, s. Bestimmungsschlüssel). Brustflossen abgerundet, ca. 4—4½mal in der Stdl enthalten, 10—13 Gliederstrahlen. Bauchflossen unterhalb der Brustflossen angesetzt, mit einem Stachelstrahl und 5 Gliederstrahlen; der 1. Gliederstrahl zu

zwei, je nach Alter mehr oder weniger langen Fäden ausgezogen. Schwimmblase hinten geteilt, bis in die Schwanzregion reichend.

7. Bestimmungsschlüssel

Belontiidae Liem, 1963

Vorderer Gaumen (Praevomer und Palatinum) ohne Bezahnung; Extrascapularia und Ectopterygoidia fehlend; Parasphenoid mit Pharyngealfortsatz. Rand des Kiemendeckels (Operculum) ohne Zähnelung.

1 Weniger als 6 Zähne bzw. keine Zähne am Pharyngealfortsatz des Parasphenoids; kein Supraoccipitalkamm; Praemaxillarfortsatz länger als das Praemaxillare; Metapterygoid nicht an das Hyomandibulare angrenzend; Pterosphenoidia getrennt; keine Ausdehnung der Suprabranchialhöhle nach rückswärts; 5—6 Branchiostegalstrahlen (Kiemenhautstrahlen) mit dem Ceratohyale verbunden; Vorderrand des Operculums nur teilweise an das Praeoperculum anstoßend; erster Gliederstrahl der Bauchflossen nicht bifid . . . . . **Macropodinae, Trichogasterinae**

1* 8—10 Zähne am Pharyngealfortsatz des Parasphenoids; hoher Supraoccipitalkamm; Praemaxillarfortsatz kürzer als das Praemaxillare; Metapterygoid über das Symplecticum mit dem Hyomandibulare verbunden; Pterosphenoidia verbunden; die leicht ventrad verschobene Suprabranchialhöhle erstreckt sich weit nach rückwärts und wird von den ersten sechs Dornfortsatzrippen (Epipleuralia) gestützt; 6 Branchiostegalstrahlen (Kiemenhautstrahlen), von denen der letzte (6.) mit dem Epihyale verbunden ist; Vorderrand des Operculums vollständig an das Praeoperculum anstoßend; erster Gliederstrahl bifid, zu zwei langen Fäden ausgezogen . . . . . **Belontiinae** („Inselmakropoden"*)) 2

2 Praeorbitale nicht (oder nur schwach) mit Zähnchen besetzt. Der Oberkiefer erstreckt sich bis zu einer Senkrechten, die zwischen den Nasenlöchern verläuft. Gesamtzahl der Rückenflossenstrahlen 26—33; Rückenflosse etwas länger als die Afterflosse. Eine am lebenden Fisch meist sehr deutliche Wabenzeichnung überzieht den weichstrahligen Teil der Rükken- und Afterflosse sowie die Schwanzflosse. Strahlen der Schwanzflosse kaum sichtbar verlängert (≈ 1 mm)**). Schwanzflossenstiel nur angedeutet. Vorkommen: Malaysia . . . . . ***Belontia hasselti***

2* Praeorbitale deutlich mit feinen Zähnchen besetzt. Der Oberkiefer reicht bis zu einer Senkrechten durch den Vorderrand des Auges. Gesamtzahl

*) Diese zugleich für die Gattung gewählte deutsche Bezeichnung ist insofern nicht sehr treffend, als *Belontia hasselti* auch auf dem asiatischen Kontinent, nämlich auf der Malaiischen Halbinsel (Malakka), lebt. Entsprechendes gilt für den Ausdruck „Archipel-Makropode" (s. S. 149).

**) *Belontia hasselti* als „comb-tail" zu bezeichnen (s. R. J. Goldstein 1971: 53), halten wir für irreführend.

der Rückenflossenstrahlen 23—28; Rückenflosse nicht länger als die Afterflosse. Kein Wabenmuster. Schwanzflosse mit deutlich verlängerten Strahlen (bis 10 mm und länger). Schwanzflossenstiel gut ausgeprägt. Vorkommen: Ceylon . . . . . ***Belontia signata***

II. Belontia hasselti (Cuvier)

Myers (1923); Sanders (1936); Herre & Myers (1937); Fowler (1938); Krull (1939), Tweedie (1952), Forselius (1957), Liem (1963), Alfred (1966), Meinken (1970a), Verfürth (1970), Goldstein (1971), v. d. Nieuwenhuizen (1972), Stallknecht (1973), Pfeiffer (1973).

Polyacanthus hasselti Cuvier, in Cuv. & Val. 1831*; Bleeker (1850, 1851, 1854, 1855, 1859b, 1879), Canestrini (1860), Günther (1861, 1886), Hyrtl (1863), Vaillant (1893), Weber (1894), Duncker (1904), Regan (1909), Maxwell (1921)**), Weber & de Beaufort (1922), Jordan (1923), R. Bader (1936), Fowler (1938), Blanc (1963).

Polyacanthus kuhli Blkr. 1845 (1859b, 1879), n. n.

Polyacanthus einthoveni Blkr. 1851 (1852, 1854, 1859b, 1879); Canestrini (1860), Günther (1861).

Polyacanthus helfrichi Blkr. 1855 (1859b, 1879); Canestrini (1860), Günther (1861).

Polyacanthus hasselti var. **einthoveni** (Blkr.) Vaillant 1893.

Abbildungen: Cuvier & Valenciennes 1831, t. 195, t. 205
Cuvier 1836—1849, Poissons, t. 72 fig. 1, t. 73 fig. 4
Hyrtl 1863, t. 1
Bleeker 1877, t. 396
Weber & de Beaufort 1922, fig. 87
Verfürth 1970: 135—137
v. d. Nieuwenhuizen 1972: 289
Stallknecht 1973: 3. Umschlagseite.

*) Autor dieses Namens ist allein Georges de Cuvier, wie aus der Veröffentlichung (S. XXIV) eindeutig ersichtlich; fälschlicherweise werden, noch in Arbeiten aus jüngster Zeit, Cuvier & Valenciennes als gemeinsame Autoren zitiert.

**) „The Kĕpar *(Polyanthus hasseltii)* is another beautiful little fish and quite common in brackish swamps and ponds.

This fish has been bred in confinement by Chinese, probably for centuries, and is known as the paradise fish to aquarium owners in Europe. In its native element, in dark or muddy water, it is of rather a drab brown colour but if kept in a bowl in clear water, it has a beautiful golden colour with red bands" (Maxwell 1921: 217, 244, 272).

Ganz offensichtlich liegt hier eine Verwechslung mit *Macropodus opercularis* vor.

Einheimische Bezeichnungen: Belontja (Palembang), Katoprak (Malaya, Batavia), Salintja (Djambi, Palembang), Tambakkan, Tĕbakang, Tombakan (Malaya, Batavia)

Deutsche Bezeichnungen: Wabenschwanz-Makropode, „Archipel-Makropode" (s. dazu S. 147 Fußn.)

Heimat (Fundorte): Java (Batavia = Djakarta)
Borneo (Bandjarmasin, Kahajan River, Kapuas River, Knapei, Lake Danau Sriang, Mandor, Monterado, Pontianak, Sambas, Sebruang, Seminis, Sinkawang)
Sumatra (Danau baru, Djambi, Gunung Sahilan, Inderagiri River, Kwantan River, Langkat, Laut Tador, Muarakumpe, Palembang, Sungei Mahe, Sungei Si Russi)
Singapore (nach Alfred, 1966, einzig zuverlässige Fangangabe von Herre & Myers*)
Malaiische Halbinsel (Johor: NNO von Ayer Hitam; Pahang; Perak: Bukit Merah*)

Ökologie: „In fluviis et paludibus" (Bleeker). D. Schaller fand und fing die Fische in langsamfließenden, ganz klaren und hellen Gewässern!

Maximale Totallänge: 195 mm nach Bleeker, nach Weber & de Beaufort

1. Beobachtungen an lebendem Material

Import

G. de Cuviers Originalbeschreibung folgten weitere Untersuchungen von P. Bleeker (1879), dem 19 Exemplare des Fisches zur Verfügung standen. J. Hyrtl hatte schon 1863 festgestellt, daß sich die Spezies durch den Besitz einer „neuen Rippenart" und durch ein besonders differenziertes Labyrinth auszeichnet (s. a. R. Bader 1936: 341). Auf die Bedeutung von F. K. Liems osteologische Studien wurde hingewiesen. In allen Fällen dürfte den Autoren nur konserviertes Material vorgelegen haben.

Nach H. Krull war der Fisch 1939 bei uns noch nicht lebend bekannt; unseren Informationen zufolge sind erste Importe nach Europa kaum vor 1968 erfolgt. Aber selbst im Heimatgebiet der *hasselti* scheinen vorher keine eingehenderen Lebendbeobachtungen angestellt worden zu sein, und wohl aus diesem Grunde spricht E. R. Alfred noch 1966 von einer „little-known species".

Im Sommer 1968 erwarb H. Verfürth zwei Jungfische dieser Art von einem Zierfischhändler bei Groß-Gerau, der die Tiere als „afrikanische

*) „Nine specimens, 62 to 75 mm. in length, were taken with a cast net at Ayer Hitam, Johore; 2 from Singapore are 90 and 103 mm., and 1 from Bukit Merah, Perak, is 105 mm. long" (Herre & Myers 1937: 71). — G. Duncker (1904: 162): „*Polyacanthus Hasselti* C. V. — Sel. Mus. Nr. 425, 426: angeblich vom Singaporer Fischmarkt. Schlecht getrocknete, ältere Exemplare."

Buschfische" angesprochen hatte. Herr D. Schaller, ausgezeichneter Kenner der „Labyrinther" (W. Ladiges hatte 1962 *Trichopsis schalleri* nach ihm benannt), entdeckte etwa um dieselbe Zeit zwei Exemplare in Köln („Natura tropica") und zwei in einem Karlsruher Geschäft, dessen Inhaber, Herr Kuppler, die Fische aus Singapore bekommen hatte. Wir bezogen am 5. 5. 1970 vier halbwüchsige Exemplare von einem Münchner Zoohändler, der, ebenso wie die Stelle in Köln, die Fische über das „Tropicarium" Frankfurt vermutlich aus Singapore erhalten hatte; am 8. 9. 1970 übernahmen wir von Herrn Dr. W. Foersch die vier Tiere aus Herrn Schallers ehemaligem Besitz, sowie ein Jungtier, das Herrn Schaller von einem Eigenfang (April 1970) auf der Malaiischen Halbinsel (ca. 80 km nordwestlich von Singapore) noch am Leben geblieben war. Wir haben keinen Grund daran zu zweifeln, daß es sich bei unserem Versuchsmaterial um Importe und nicht um Nachzuchttiere handelte.

Aquarienhaltung

Belontia hasselti ist von Natur aus ein ungewöhnlich scheuer Fisch. Die zudem relativ schnellwüchsige Art benötigt daher zu ihrem Gedeihen und zur Entfaltung „normaler" Verhaltensweisen möglichst großräumige Bekken mit viel Versteckmöglichkeiten. Frisch importierte Fische sind nur dadurch an ihren neuen Lebensraum zu gewöhnen, daß man das Aquarium vor Erschütterungen und die Tiere selbst vor plötzlichem Lichtwechsel bewahrt, wozu auch der Einfall des Schattens von Betrachtern zählt. Unter solchen Voraussetzungen lassen sich Jungtiere im Laufe von Wochen „domestizieren", vor allem wenn sie mit ihresgleichen vergesellschaftet sind: Sie tummeln sich, solange sie sich unbeobachtet glauben, zu jeder Tagesstunde im freien Schwimmraum, suchen den Boden nach Nahrung ab, kommen schließlich auch aus ihren Verstecken hervor, wenn sich der ihnen vertraut gewordene Pfleger nähert. Sie lieben die Helligkeit, besonders den seitlichen Einfall von Sonnenstrahlen — vorausgesetzt, das Aquarium bietet ihnen ansonsten hinreichende Gelegenheit schattige Plätze aufzusuchen.

Wir haben es mit physisch recht robusten Fischen zu tun, denen weder die Härte des Wassers (36° DH nach P. Pfeiffer, 15° bzw. 2 bis 5° DH nach H. Verfürth) noch dessen pH-Wert (6,8 bei Pfeiffer, 7 bis 8 bei Verfürth) viel bedeutet. Die Temperatur kann zwischen 25 und 30° C schwanken; ein Abfall von 30 auf 20° beeinträchtigte das Befinden der Tiere in keiner Weise.

„Alles irgendwie erreichbare Lebendfutter" dient ihnen zur Nahrung, doch verschmähen sie auch Trockenfutter nicht. „Vegetabilische Zukost fördert den Appetit und auch die Verdauung"; daher sollte man „etwas Kopfsalat, Vogelmiere oder Tetra-Phyll in Abständen zufüttern" (Verführt).

Wir pflegten unsere neun Fische, die Ende 1970 eine Gesamtlänge von 5 bis 7 cm, nach zwei Jahren Maximallängen bis zu 14,2 cm aufwiesen, in einem 240-Liter-Becken (100×40×60), dessen Wasser (pH ≈ 7, Gesamthärte ≈ 8)

durch zwei Innenfilter klar und durch einen Ausströmer zusätzlich in Bewegung gehalten wurde. Ein Regler sorgte für eine gleichmäßige Temperatur von 25° C. Durchschnittlich alle 14 Tage wurden 40 bis 60 Liter Wasser erneuert. Weitere Manipulationen am Becken unterblieben nach Möglichkeit. Das Aquarium war mit großflächigen, 10—15 cm hohen, in sehr groben Quarzkies eingebetteten Stücken roten Schwedengranits, an den Schmalseiten mit *Lagenandra ovata*-Büschen, gegen die Mitte zu mit Stöcken verschiedener *Anubias*-Arten ausgestattet; im übrigen bedeckten den Boden Polster und Rasen diverser Cryptocorynen. Der Raum unmittelbar hinter der Sichtscheibe blieb von Pflanzenwuchs frei. Die Rückwand war, zur Vermeidung unerwünschter Spiegelung, mit schwarzem Tonpapier abgedeckt. Da Sonnenlicht nur von einer Schmalseite Zutritt hatte, wurde künstliche Beleuchtung über den Deckscheiben, in Gestalt zweier 40-Watt-Leuchtstoffröhren (Osram L 15 und 32), angebracht, die durch Automatik um 6 Uhr morgens ein-, um 10 Uhr abends ausgeschaltet werden konnte. Im Laufe von drei Jahren beließen wir die Wasseroberfläche zeitenweise ohne Schwimmpflanzen; es zeigte sich aber, daß nach deren Einbringen die Bewegungsfreudigkeit der Fische jedesmal zunahm. — Beigesellt waren unseren Versuchstieren nur drei *Epalzeorhynchus siamensis* und ein *Gyrinocheilus aymonieri*.

Gefüttert wurde zunächst mit Wasserflöhen und Tubifex, mit roten und weißen Mückenlarven, später mit größeren Futtertieren: Den Fliegenmaden wurden Fliegenpuppen, diesen wiederum die auf der Oberfläche zappelnden Fliegen vorgezogen; lieber als Larven nahmen die größeren Fische Puppen des Mehlkäfers, dann aber sehr gern auch die Käfer selbst, denen sie mit Geschick das weichere Abdomen unter der Flügeldecke abbissen. (Schon Cuvier, 1831: 356, hatte in seinem Typusmaterial Reste von Insekten als Mageninhalt festgestellt.) Besonders erpicht waren diese Fische (wenn auch nicht in dem hohen Maße wie *Belontia signata*) auf Regenwürmer, die sie sich oft genug gegenseitig aus dem Munde rissen. Kleine Nacktschnecken wurden gierig verschlungen. Fleisch von höheren Tieren (rohes Rind- oder Kalbfleisch sowie Leber in kleinen und kleinsten Portionen) wurde, nach zweitägigem Fasten, sehr zögernd angenommen; nur einer der Fische griff bei Verabreichung von Fasern gekochten Schinkens zu. Hingegen wurden von den ausgewachsenen Tieren Futterfische (Guppys) in abendlicher Dunkelheit stürmisch gejagt, und in einem Falle waren binnen drei Wochen etwa hundert Stück verspeist. — Auch wir machten die Erfahrung, daß die Fische gern chlorophyllhaltige Nahrung als Zukost nehmen; eingewurzelte Wasserpflanzen wurden jedoch nie angefressen.

Färbung und Farbwechsel

Ohne vorherige Stimulierung durch äußere oder innere Faktoren tragen Jungfische von *Belontia hasselti* ein recht unscheinbares Farbkleid zur Schau: Das stumpfe Braungelb ihrer Seiten vertieft sich etwas gegen den Rücken und hellt sich zur Bauchseite hin auf. An adulten Exemplaren kön-

nen, vor allem bei dunklem Unter- und Hintergrund ihres Lebensraumes, größere oder kleinere Partien der Körperflanken, meist in deren oberen Hälfte, je nach Lichteinfall schillernde blauviolette bis grünliche Farbtöne spiegeln.

Charakteristisch ist die schon erwähnte Zeichnung der Rücken- und Afterflossenenden, des kurzen Schwanzflossenstieles sowie insbesondere der Caudale; gelegentlich kann das Muster noch knapp auf den Körperrand übergreifen (Taf. II, Fig. 1). Es handelt sich um ein Netz meist sechseckiger Maschen, die in ihrer Gesamtheit an die Oberfläche einer Bienenwabe erinnern. Bei jungen Fischen (Taf. I, Fig. 3, 4) sind diese Maschen größer und in geringerer Zahl vorhanden als bei erwachsenen: Man zählt an der Dorsale und Anale je 12—14, an der Caudale 40—50, bei adulten Fischen je 50—80 bzw. 100—150 „Zellen". Nach unserer Beobachtung sind die sechseckigen „Zellwände" normalerweise schwarz, ihr Lumen ist farblos. Bei Schreck- oder Schockzuständen kehrt sich das Muster mehr oder weniger um: Annähernd sechseckige, dunkle Felder sind von je einem helleren Rand umschlossen. (Herr H. Verfürth teilte auf Anfrage mit, daß er seine Aufnahmen „unter Streßbedingungen für die Tiere gemacht" habe [Taf. III, Fig. 3], indem er sie vorher mittels einer 2-Liter-Petrischale im Aquarium festsetzte.) Herr Schaller beobachtete diese Umkehr, als er einen Fisch beim Herausfangen in die Hand nahm. Bei einer späteren Wiederholung des Versuches mit einem anderen Exemplar blieb das Netzmuster als solches erhalten, im Zellumen aber traten kleinere dunkelgraue, von einem mehr oder minder deutlichen weißen Rand umgebene „Kerne" auf (Taf. III, Fig. 2). Herr Meinken sprach (in seinem Brief vom 11. 5. 1973) von einer „intermediären Phase" der Verfärbung. Die Umkehr des Wabenmusters ist indes nicht auf anomale Situationen beschränkt: Die Nacht- bzw. Schlaffarbe ist fast immer mit einem Wechsel der Wabenzeichnung gekoppelt (Taf. III, Fig. 1), wobei das „intermediäre" Stadium überwiegt. Auch beim Imponieren der Fische läßt es sich beobachten.

An der Basis der gliederstrahligen Dorsale sitzt ein etwa augengroßer, an juvenilen Tieren (Taf. I, Fig. 1, 3) extrem ausgeprägter, an adulten weniger exakt umschriebener Ocellus. (Schaller hatte, beim Betrachten von Jungfischen im Fangkorb, den Eindruck, die Tiere schwimmten rückwärts!) Später kann der Fleck zeitweilig verblassen oder für immer verschwinden; jedoch trugen fünf unserer Versuchstiere ihren nur selten zurücktretenden Ocellus noch bei Körperlängen von 12—13 cm.

Aus verschiedenen, z. T. unersichtlichen Gründen, überzieht sich der Körper von *Belontia hasselti* mit unregelmäßigen, dunklen Querstreifen. Die Verfärbung kann langsam einsetzen oder sehr plötzlich erfolgen. Im ersten Falle sind die verfärbten Partien dann meist nur unscharf begrenzt (Taf. I, Fig. 1) und von dunklem Braun; im zweiten Fall treten tiefschwarze, scharf abgesetzte Zeichnungen auf (Taf. I, Fig. 4). Eine sich allmählich vollziehende und sich dennoch zu stärkstem Kontrast steigernde Umfärbung wurde nur beobachtet, wenn die Tiere im Versteck eine („psychisch entspannte") Ruhestellung einnahmen bzw. in Schlaf „versanken" (Taf. III, Fig. 1).

Im einzelnen läßt sich gewöhnlich ein kleiner Fleck über der Augen-Mund-Gegend, ein zweiter fast über dem Auge, ein dritter, größerer über dem Kiemendeckel erkennen, der sich in Form zweier weiterer Flecken nach unten fortsetzt. Etwa in Höhe des Beginns der Dorsale folgt ein erster senkrechter Streifen, der 3—4 Schuppenreihen umfaßt und bis zum Bauchkiel durchgezogen sein kann. Ihm schließen sich nach rückwärts 5—6 weitere Vertikalbänder an, die eine mehr oder weniger deutliche Zickzackform annehmen können, je 2—4 Schuppenreihen breit sind und jeweils 1—3 Schuppenreihen zwischen sich freilassen. Dem letzten dieser Streifen, der am Ocellus beginnt, folgt ein dunkler Fleck am sehr kurzen Schwanzflossenstiel.

Dieses (für viele Anabantoideen typische) Querstreifenmuster ist jedoch ungemein variabel. Die Bänder können schmäler oder breiter sein als angegeben bzw. paarweise zusammenfließen — letzteres besonders gegen die Körpermitte; sie können, statt die ganzen Flanken zu durchziehen, bereits einige Millimeter bis etwa 1 cm vor der Bauchkante enden; sie können in der Flankenmitte unterbrochen sein, derart, daß die untere Hälfte eines Streifens gegenüber der oberen leicht nach rückwärts versetzt ist. Gelegentlich sieht man einzelne oder sämtliche Streifen in Flecken aufgelöst, die u. U. auch in Längsrichtung des Körpers miteinander verbunden sind.

Häufig hellt sich bei Dunkelfärbung gleichzeitig die Grundfarbe auf, wodurch eine stärkere Kontrastwirkung erzielt wird. Eindeutig treten bei dem ganzen Phänomen d u n k l e Bänder auf hellerem Grunde hervor, nicht umgekehrt! Beschränkt man die Betrachtung auf den bereits verfärbten Fisch, dann allerdings wird man leicht zur Annahme verleitet, es könne sich um helle Streifen auf dunklem Grunde handeln.

Nicht selten verschwindet mit der Streifenbildung zugleich die Wabenzeichnung, von der dann nur noch 5—6 senkrecht orientierte Wellenlinien sichtbar bleiben (Taf. I, Fig. 2). Der Ocellus geht meist in dem Streifenmuster auf.

Das allmähliche oder plötzliche Erscheinen des Streifenmusters steht, von der Schlaffärbung abgesehen, meist im Zusammenhang mit mehr oder minder starken Erregungszuständen. Man beobachtet es bei Flucht- und Angriffsreaktionen (im zweiten Falle nicht selten in Verbindung mit Hochstellen der stachelstrahligen Dorsale; s. Taf. I, Fig. 2, 4), auch bei Scheinangriffen, sowie bei Paarungsspielen. Jedoch muß keine dieser Verhaltensweisen immer mit einer Verfärbung gekoppelt sein. Das Geschlecht spielt dabei keine Rolle. Junge Tiere sind reizbarer als ältere.

Durch die Verfärbung wird eine optische Auflösung des Körpers bewirkt, welche die Tiere vor Sicht und damit vor Störung, Angriff und Verfolgung schützen kann. Wie sehr diese Auflösung auch von der Umgebung abhängt, demonstrierte uns ein ausgewachsener Fisch, der seinen Schlafplatz zwischen zwei *Lagenandra*-Blättern in fast senkrechter Stellung, mit der Schnauze unmittelbar an der Wasseroberfläche, einzunehmen pflegte. Fühlte er sich ungestört, dann bezog er u. U. seine Schlafstelle, noch ehe die künstliche Beleuchtung erloschen war. Unter dem Reiz des hellen Lichtes der Leuchtstoffröhren kam es, reflexbedingt, zu einer extremen Verfärbung, die

soweit ging, daß aus einer Entfernung von rund 2 Metern nur tiefschwarze Flecken (unterschiedlicher Größe) auf einem fast silberweißen Untergrund hervortraten.

Sinnesorgane und Sinnesleistungen

Herr Schaller, der Gelegenheit hatte, *Belontia hasselti* in den Gewässern nordnordöstlich von Ayer Hitam (Johor) zu beobachten, schilderte uns, daß ihn diese Fische aus einer Distanz von einigen Metern „argwöhnisch fixierten" und ihn als Feindobjekt auch nach längerem, geduldigem Verharren nicht aus den **Augen** ließen, um dann bei der geringsten verdächtigen Bewegung seinerseits das Weite zu suchen. Eine erschütterungsfreie Annäherung wurde von unseren Aquarientieren ebenfalls schon aus größerer Entfernung (2—3 m) wahrgenommen und mit entsprechenden Reaktionen beantwortet. Mit erstaunlicher Sicherheit konnten sie selbst kleinste, auf bewegter Wasseroberfläche reglos treibende Insekten aus Entfernungen von 40—50 cm anpeilen und, nach mehr oder minder vorsichtigem „Anpirschen", zielsicher schnappen. Überraschend gut sehen die Tiere in der Dämmerung und bei fast völliger Dunkelheit. Mit Vorliebe begannen unsere Versuchstiere mit ihrer Jagd auf Futterfische abends nach Ausschalten der Becken- und Raumbeleuchtung.

„Der enge Zusammenhang von Atemhöhle und Labyrinth gibt den Labyrinthfischen eine hervorragende **Hörfähigkeit,** wie wir sie sonst nur von Fischen mit schalleitendem Apparat kennen... Nach Ausschalten der Atemhöhle als Resonator wird auch die Hörschärfe bedeutend vermindert" (H. Schneider, 1941: 193). Wir konnten uns oft genug davon überzeugen, daß ungewohnte Geräusche die scheuen Tiere in ihre Verstecke trieben.

Auch das **Geruchs-** und **Geschmacksvermögen** von *Belontia hasselti* scheint gut entwickelt zu sein. Konnte ein Fisch während der Fütterung (im unbeleuchteten Becken) seiner Beute nicht gleich habhaft werden, weil er sich etwa durch eine unachtsame Bewegung des Pflegers oder das Nähern eines Rivalen vertreiben ließ, so kam er bald wieder zum Vorschein und suchte an der betreffenden Stelle, um den reglosen Mehlwurm oder die zwischen Cryptocorynen verschwundene Fliegenmade aufzustöbern. Sicherlich spielten dabei auch sein guter Orientierungssinn, die Fähigkeit im Dunkeln zu sehen und das Gedächtnis mit. Jedenfalls wurden Regenwurmstücke, wie nicht anders zu erwarten, am schnellsten aufgespürt.

Lautäußerungen

Neben den üblichen Schmatz- und Schnalzgeräuschen beim Schnappen nach Oberflächenfutter waren knatternde bis knackende Geräusche, häufig in schneller Folge (bis 7 pro 1,5 sec.), während des Ergreifens untergehender oder zu Boden gesunkener Futtertiere zu vernehmen, wie sie etwa entste-

hen, wenn man die Zähne aufeinanderschlägt. Schließlich wurden, wesentlich seltener und nur von adulten Tieren, bei halbgeöffnetem Munde vereinzelte, eigenartige Bellaute — ähnlich jenen, wie wir sie von Messerfischen her kennen* — ausgestoßen, z. B. bei spielerischer oder ernsthafter Verfolgung eines Rivalen, bei gleichzeitigem Schnappen nach dessen Flanke, aber auch ohne jeden ersichtlichen Grund.

Putzbewegungen,
schnelles Reiben des Körpers an einem Blatt, wurden nur vereinzelt,

Streckbewegungen
in Form von völlig unmotiviertem Gähnen (Forselius 1957: 460) noch seltener beobachtet.

Schlafstellungen

Nach einigen Wochen des Eingewöhnens hatte jeder unserer Fische seinen bestimmten Schlafplatz. Einige schmiegten sich voneinander getrennten, der Sichtscheibe teils zu- teils abgekehrten Stellen der kleinen Granitmauern an, andere suchten Unterschlupf zwischen den Cryptocorynen. Dabei lagen sie mit ihrer Bauchseite dem Boden auf, und nur die Rückenflosse war gespreizt. Wieder andere zogen es vor, sich in aufgerichteter Position zwischen die hohen *Lagenandra*-Blätter zu klemmen; bei ihnen war auch die Afterflosse gespreizt. An allen trat das Querstreifenmuster gut hervor, am schärfsten bei jenen, die während des Schlafes der schon oder noch kunstlichtbestrahlten Wasseroberfläche am nächsten waren (s. o.). Einige Male lag ein Fisch während des Schlafes mit seiner ganzen rechten Körperseite dem Bodengrund auf, so daß man ihn für tot halten konnte**. Schlafstellung und Schlaffärbung wurden aber nicht nur nachts demonstriert; bestimmte Tiere konnte man auch untertags an ihren Stammplätzen in Ruhehaltung antreffen.

Tiefe und Dauer des Schlafes waren bei den einzelnen Individuen durchaus unterschiedlich. Einige gaben ihre exponierten Schlafplätze auf, wenn sich die morgendliche Beleuchtung einschaltete; die zwischen den Blättern hängenden Fische ließen sich dabei, scheinbar ganz passiv, zu Boden gleiten. Vermutlich setzten sie ihren Schlaf im winkeligen Hintergrund des Beckens

*) s. Benl, G. (1959): Lautäußerungen beim Afrikanischen Messerfisch und bei Botien. — Datz **12:** 108—111. Die bei Messerfischen sehr erfolgreichen Versuche, durch Zugabe von Torfextrakt ins Beckenwasser häufigere Lautäußerungen zu erzielen, verliefen bei Belontien völlig negativ.

**) Daß sich der Fisch dabei reflexbedingt totstellen „wollte", ist sehr unwahrscheinlich. Jedoch wurde Totstellen ("When an Anabantid male is taken out of his aquarium, he often stiffens, displays maximal median fin erection and keeps quite still", Forselius 1957: 428) von Herrn Schaller beim Herausfangen juveniler *hasselti*, von uns auch bei adulten *signata* beobachtet, während ausgewachsene *hasselti* (beiderlei Geschlechts) stets ganz wild um sich schlugen, wenn man sie nicht mit den Fingern festhielt (Taf. III, Fig. 2).

fort. Die meisten verließen nach dem Aufleuchten eines Photoblitzes erschreckt ihren Schlafplatz, wenn man sie, noch vor dem Einschalten der Beleuchtung, photographierte. Wir haben aber auch Fälle beobachtet, in denen Tiere fast unmittelbar an der Vorder- oder einer Seitenscheibe, 40—50 cm über dem Bodengrund, zwischen Blättern so tief schliefen, daß man sie mehrmals mit Blitzlicht aufnehmen konnte, ehe sie erwachten und dann, meist ganz ruhig, zu Boden glitten.

Soziales Verhalten

Belontia hasselti ist kein Schwarmfisch. Von den sechs Frischfängen Herrn Schallers (nach seinen Angaben knapp 1 cm lang) aus der Malaiischen Halbinsel brachten sich binnen weniger Stunden fünf gegenseitig um, indem sie sich die Augen auspickten. Das überlebende Tier (Taf. I, Fig. 1 bis 4) erholte sich zunächst scheinbar von seinen Verletzungen, blieb aber in mehrfacher Hinsicht gestört und stark im Wachstum zurück. Wie zu vermuten, stand den importierten Jungfischen ein viel zu kleiner Lebensraum, nämlich ein Eimer mit ca. 8 Liter Inhalt zur Verfügung. (Unter diesen Umständen bot offensichtlich auch der Ocellus keinen Schutz!)

Unter den neun Fischen unseres 240-Ltr.-Beckens kam es nie zu Angriffen mit ernsthaften Verletzungen, auch dann noch nicht, als die Fische auf das Doppelte ihrer Länge herangewachsen waren. Revierkämpfe konnten wir zunächst nicht beobachten. Die Fische beanspruchten lediglich ihre Schlafplätze, von denen sie sich gegenseitig nicht zu vertreiben suchten, da genügend Raum vorhanden war. *Belontia hasselti* gehört also weder zu den schwarmbildenden noch zu den (auch außerhalb der Fortflanzungszeit) unter „normalen" Umständen revierbesitzenden Arten. Sie liebt die Geselligkeit und lebt in kleinen Gruppen. Herrn Schallers Feldbeobachtungen bestätigen die Richtigkeit dieser Behauptung.

Rivalität stellte sich zunächst bei der Fütterung ein. Ein Fisch, der einem anderen das Futter „vor der Nase wegschnappte", wurde von diesem verfolgt und zuweilen auch gebissen; manchmal gelang es, dem Rivalen die Beute abzujagen. Im Laufe der Zeit scheint sich eine gewisse Rangordnung herausgebildet zu haben, denn kleinere und schwächere Tiere ließen den größeren im Konfliktfall den Vortritt: Sie kamen erst zu ihrem Futter, wenn bei den größeren der Hunger gestillt war. Von auf den Boden gefallenem Futter ließen kleinere Individuen selbst im letzten Moment noch ab, wenn von oben her das Herannahen eines größeren drohte.

Näherten sich mehrere Fische gleichzeitig einem auf der Wasseroberfläche treibenden Beuteobjekt, so wurde der flinkste, mutigste oder durch zufällige Umstände begünstigte als der „Sieger" nur selten von seinen Futterrivalen attackiert. Andererseits machten diese nach ihren Fehlbemühungen nicht kehrt, sondern schwammen zur Oberfläche empor und holten dort Luft — eine sich sehr häufig abspielende Verlegenheitsgeste („displacement activity", Übersprungbewegung), mit der die Tiere instinktiv die Konfliktsituation

meisterten und die fast wie ein Ritual anmutete: Sie waren ja gar nicht der Beute, sondern nur des Luftholens wegen hochgeschwommen!

Später kamen andere Motive für Rivalität und Aggression hinzu. Blieb etwa die Fütterung ein oder zwei Tage aus, so wiesen bestimmte Tiere — und immer nur diese — eingerissene Schwanzflossen oder Bißverletzungen an den Seiten auf; die Schäden heilten aber binnen weniger Tage völlig aus. Besonderes Angriffsziel war und blieb zunächst das bei der Nahrungsaufnahme und darum auch im Wachstum behinderte kleinste Tier, das nach zwei Jahren noch nicht größer als 7 cm war.

Die Schreckhaftigkeit spielt im Sozialverhalten dieser Art eine große Rolle. Wurden die Fische durch eine Störung von außen her beunruhigt (meist gab dann e i n e r das „Zeichen" zur Flucht), so verschwanden sie mit Vorliebe in der sichersten, weil dunkelsten und winkelreichsten, rechten hinteren Ecke des Beckens. Wer diese Zuflucht nicht gleich erreichte, gesellte sich später den übrigen bei, so daß dann alle die vermeintliche Gefahr, z. T. eng aneinandergedrängt, gemeinsam „überstanden". Je nach Stärke des erlittenen Schocks dauerte es einige wenige Minuten bis zu einer halben Stunde und länger, ehe sich e i n Fisch (daß es immer derselbe war, kann nicht behauptet werden) als erster langsam zum Luftholen hochwagte, dem dann die übrigen sogleich nachfolgten. Ein kurzer Schreck war bald vergessen.

Schwieriger gestaltete sich die Lage, als wir am 29. Mai 1973 drei weitere *hasselti*, die uns Herr S c h a l l e r (er hatte sie kurz zuvor von einem Münchner Händler erworben) leihweise überließ, ins Becken setzten; zwei von ihnen, mit sehr schwach ausgeprägter Wabenzeichnung, wurden von uns als Weibchen angesprochen. In der Folge nahm unter den Fischen nicht nur die Unverträglichkeit, sondern auch ihre Schreckhaftigkeit zu. Aus nichtigsten Anlässen brach Panik aus: Die Tiere knallten gegen die Scheiben und Steine, versuchten z. T. sogar aus dem Becken zu springen, ehe sie ein Versteck gefunden. Ein solch nichtiger Anlaß konnte gegeben sein, wenn ein Fisch allzu hastig und mit laut plätscherndem Geräusch von der Oberfläche Luft oder Futter holte! Derartige Fälle von Panik hatten sich früher schon ereignet, jedoch sehr selten im Vergleich zur jetzigen Situation. Am ruhigsten verhielten sich die drei Neuankömmlinge, vor allem die beiden Weibchen, die stets als erste zum Vorschein kamen. Sie wurden immer wieder gejagt und schwammen stets mit eingerissener Caudale; doch waren sie nie ernsthaft verletzt. Ihre Demutsgebärde, ein Aufrichten des Körpers (etwa im 45°-Winkel) und das Darbieten der Bauchseite, bei oft gleichzeitigem, langsamem Rückwärtsschwimmen (!), wurde stets respektiert, wie das von Anfang an beim Verfolgen eines Futterrivalen zu konstatieren war.

Immer häufiger ließen sich Imponiergebärden registrieren: Die Fische stellten ihre senkrechten Flossen auf, die dann mit der Caudale einen einzigen schönen Flossensaum zu bilden schienen (Taf. II, Fig. 3). Mitunter wurden ernsthaftere Verletzungen am Kopf, unmittelbar über den Augen, verzeichnet, sowie stärkere Schäden (Fehlen von Schuppen) an den Flanken, die allerdings auch, bei den sinnlosen Fluchtbewegungen, durch Rammstöße an Steinen veranlaßt worden sein konnten. Mit einer empfindlichen Kopfver-

letzung verkroch sich das größte (14,2 cm lange) Tier in die linke hintere Ecke des Beckens, kam selten und nur für kurze Zeit hervor, verteidigte aber sein Refugium verbissen gegen jeden Eindringling. Durch Zugabe von Trypaflavin in das Becken heilte auch seine Verwundung aus.

Am 22. August 1973 wurde ein Kommentkampf zwischen zwei Männchen ausgetragen, der ca. 45 Minuten (19.45 bis 20.30 Uhr) dauerte. Er spielte sich im freien Schwimmraum ab, der schon längere Zeit zuvor zum Zwecke photographischer Aufnahmen vergrößert worden und untertags fast ständig von einem sehr vitalen, durch einen großen Ocellus gekennzeichneten Mann okkupiert war, der nie Verletzungen erkennen ließ. Der Kampf entspann sich zwischen diesem Tier und einem etwas dunkler gefärbten, jedoch ebenfalls mit deutlicher Wabenzeichnung ausgestatteten Rivalen, wobei zum Imponierdrohen bald ein heftiges und immer wieder aufgenommenes Maulzerren — unter starken Wellenbewegungen der rückwärtigen Körperpartien — hinzukam. Gelegentlich mischte sich, für kurze Zeit, ein drittes Männchen ein. Sieger blieb schließlich der ursprüngliche Platzinhaber; der Unterlegene trug eine Verletzung der Oberlippe davon und blieb einige Tage fast einheitlich schwarz gefärbt.

Ganz offensichtlich war das Aquarium überbesetzt. Am 29. 8. wurde daher ein erster Insasse herausgefangen, mit zwei grünen Netzen, die vier Tage lang in das Becken getaucht waren, damit die Tiere sich daran gewöhnten. Der von uns entnommene Fisch war 13 cm lang, 5,3 cm hoch, und galt wegen seiner Leibesfülle als Weibchen; doch sprach die sehr ausgeprägte Wabenzeichnung zunächst dagegen. Die übrigen Tiere zeigten sich von dem Verschwinden ihres Artgenossen nicht beeindruckt. Tags darauf wurde, wiederum in aller Stille, der unterlegene Kommentkämpfer (13,3×4,6 cm) herausgefangen, als er in einem Cryptocoryne-Rasen, seinem üblichen Schlafplatz, Siesta hielt. Auch sein Verschwinden schien unbemerkt zu bleiben. Nachdem wir aber am folgenden Tag das größte Tier (14,2×5,1 cm), in ähnlicher Weise wie die vorhergehenden, aus seinem Revier herausgefischt hatten, waren die Zurückgebliebenen völlig verstört. Keiner ließ sich mehr sehen; in Abständen von 1—2 Stunden kamen sie einzeln und blitzschnell zum Luftholen an die Oberfläche. Waren die Fische noch am Tag zuvor zum Futterbetteln an der Frontscheibe erschienen, wenn sich der Pfleger behutsam näherte, so zeigten sie sich jetzt an jeglicher Nahrung desinteressiert. Erst fünf Tage später wagte sich ein erster (das größere Weibchen) nach vorn, man hörte auch wieder Bellaute, zaghaft wurde etwas Futter genommen; nach elf Tagen war die alte Unbefangenheit hergestellt. Den Fischen muß die Dezimierung irgendwie zum Bewußtsein gekommen sein; vielleicht hatten wir durch Entfernen des größten Tieres ihre Rangordnung zerstört*. 6 Wochen später wurden weitere Exemplare entnommen.

*) „Ranghöchster" muß nicht immer ein Männchen sein: „If for some reason a female becomes dominant, then her formula changes to that of a male . . . and she will show pseudo-male behaviour" (Forselius 1957: 442).

Geschlechtsunterschiede, Balzverhalten

Nach Verfürths Angaben ist das Männchen „deutlich kräftiger in der Farbe und trägt dazu eine stark verlängerte Rücken- und Afterflosse, während diese Flossen bei dem Weibchen einfach zugespitzt sind... Nach dem Zuchtansatz tritt beim Männchen in den rückwärtigen Flossenteilen die Wabenzeichnung noch lebhafter hervor... Das Weibchen ist ohne die Wabenzeichnung in den Flossen." Pfeiffer konnte die Geschlechter nicht unterscheiden.

Wir waren sehr darüber erstaunt, daß sich das von uns am 31. 8. 1973 herausgefangene, größte Tier mit einem wunderschönen Wabenmuster, einer bis zur Mitte der Schwanzflosse verlängerten Dorsale und Anale bei der Sektion als Weibchen mit prall gefüllten Ovarien herausstellte! Das als erstes entfernte, hochrückige Exemplar, das wir wegen seiner Leibesfülle trotz seiner Wabenzeichnung für ein Weibchen gehalten hatten, erwies sich als Männchen. Bei dem unterlegenen Kommentkämpfer, in Gestalt und Färbung von dem vorerwähnten Weibchen nicht zu unterscheiden, handelte es sich, wie erwartet, um ein Männchen. Ein viertes Tier, das zweitgrößte (14,1×5,05; s. Taf. II, Fig. 1) unserer kleinen Kolonie, wurde als laichreifes Weibchen diagnostiziert, dessen Ovarien ca. 1000 Eier von gelblicher Farbe und 1,3—1,4 mm Durchmesser enthielten.

Nach unseren Feststellungen sind erwachsene Männchen in der Regel schlanker gebaut und von gestreckterem Habitus als gleichalte Weibchen. Die Caudale kann erheblich größer sein; die länger und spitzer ausgezogene, die Hälfte der Schwanzflossenlänge weit überragende Rücken- und Afterflosse sind der Caudale oft so angelegt, daß ein großer, geschlossener Saum entsteht (Taf. II, Fig. 3). Das schönere Gehänge der unpaaren Flossen darf zweifellos als sekundäres männliches Geschlechtsmerkmal gelten. Die Körperfarbe der Weibchen erscheint meist eine Schattierung heller. Das Wabenmuster ist bei ihnen weniger auffällig, jedoch kann keine Rede davon sein, daß dessen Einzelzellen beim Männchen (im Gegensatz zum Weibchen) stets einen „Kern" aufweisen. Letzteres tritt, ohne Rücksicht auf das Geschlecht, bei wachen Tieren u. U. dann ein, wenn diese in an- oder aufgeregten Zustand versetzt werden, was sich in der aufgestellten Rücken- und Afterflosse sowie in der dunklen Querstreifung manifestiert.

Anfänge von Balzverhalten* hatten wir in den letzten zwei Jahren immer wieder verzeichnet. Erwähnenswert ist folgende Beobachtung: Das von Herrn Schallers sechs Jungtieren allein übriggebliebene Exemplar, das in unserem Becken lange Zeit nicht über seine Anfangsgröße hinauswuchs, Schwierigkeiten bei der Nahrungsaufnahme und eine stete Angst vor

*) Man kann selbst aus ihrem Gebaren bei Paarungsspielen nicht mit Sicherheit auf das Geschlecht dieser Fische schließen: „Characteristic of the Labyrinthici type of pair formation is also the existence of pseudo-male and pseudo-female behaviour" (sensu Morris), Forselius 1957: 397.

größeren Artgenossen bekundet hatte, schien in der ersten Novemberwoche 1972 wie umgewandelt, kam als erstes zur Fütterung, schnappte nach den größten Brocken und kehrte, wenn es verjagt wurde, sofort wieder an den Futterplatz zurück. Der „Kleine" gedieh zusehends, seine Wabenzeichnung prägte sich noch deutlicher aus. Am Abend des 30. 11. 1972 registrierten wir Liebesspiele zwischen ihm und mehreren der fast doppelt so großen übrigen Fische, von denen sich drei zugleich um seine Gunst bemühten, indem sie ihn in engen Kurven umschwammen, mit den Schwanzflossen befächelten, ihre Bauchflossen dabei abspreizend. Das Spiel dauerte bis in die Nacht hinein, zeitigte aber kein Resultat und wurde auch kein zweites Mal beobachtet. Wir fanden den Fisch bei der Rückkehr von einer kurzen Reise, während der das Becken unbeobachtet geblieben, am 15. 7. 1973 tot vor (Körpermaße 10,1×3,65 cm). Die Sektion ließ, da die Eingeweide bereits in Zersetzung begriffen waren, nicht ersehen, ob es sich bei diesem Tier tatsächlich um ein Männchen gehandelt hatte.

Ablaichen

Verfürth gelang die Zucht von *Belontia hasselti* bei einer Wasserhärte von 2—5° DH und einem pH von 7,0—8,0; die Temperatur betrug 25 bis 28° C. Seine Fische laichten nie im Gesellschaftsbecken; er mußte das Paar allein ansetzen. Das Ablaichen spielte sich jedesmal spätestens zwei Tage nachher ab: „Das Männchen treibt das Weibchen durch das ... 60-Liter-Becken an eine bestimmte Stelle, die ihm lichtgemäß zusagt. Zum Ablaichen wird das Weibchen vom Männchen nach *Trichogaster*-Art umschlungen ... beim Laichen färbt sich das Weibchen ganz hell, fast weiß und bleibt auch nach dem Ablaichen so gefärbt."

Pfeiffer setzte seine vier *hasselti* (Maximallänge 18 cm!) in ein Zuchtbecken mit den Wasserwerten 36° DH und pH = 6,8; er erhöhte die Temperatur auf 30—32° C. „Der Laichakt vollzog sich wie bei allen anderen Labyrinthern. Meine *B. hasselti* laichten sowohl an der Oberfläche wie auch in Bodennähe. Sie bevorzugten dabei Dämmerlicht und laichten bei mir in den Abendstunden."

Die Eizahl wurde von Pfeiffer auf 1000 bis 10 000 (?) geschätzt, Verfürth spricht von 500 bis 700 Jungfischen. Seinen Angaben zufolge enthalten die Eier je ein oder einige Ölkügelchen, haben einen Durchmesser von 1,5 mm und sind leicht gelblich gefärbt.

Brutpflege

Nach Pfeiffer wird kein Schaumnest gebaut; die Eier schwimmen lose auf der Oberfläche. Bei Verfürth begann das Männchen nach Entfernung des Weibchens „mit einer echten Produktion von Luftblasen. Es baut kein kompaktes Schaumnest. Die Eier werden mit nur wenigen Luftblasen umgeben und oft vom Männchen mit dem Maul an einen anderen Platz getragen. In dieser Phase ist das Männchen gegen Störungen sehr aggressiv."

Aufzucht

Pfeiffers Bericht zufolge schlüpfen die Jungtiere nach 24 Stunden. Nach dem Freischwimmen mit Nauplien von *Artemia salina* und „Mikro" (neben *Aguillula aceti* vor allem *Panagrillus silusiae*) gefüttert, wachsen sie gut und können nach acht bis zehn Wochen abgegeben werden. Bei Verfürth schlüpften die Jungen nach rund 48 Stunden und hingen dann als Ballen, vom Männchen sorgsam bewacht, an der Oberfläche. Nach weiteren zwei bis drei Tagen schwammen sie frei; einen Tag danach erhielten sie einige Tropfen „Liquifry (rot)" ins Becken. Ungefähr eine Woche später ging der Pfleger zur *Artemia*-Fütterung über und gab zwischendurch knapp dosierte Mengen von „Mikro-Min". Im Alter von vier Wochen entwickeln die Jungen das Labyrinth. Dabei treten etwa 10 % Verluste ein: Die Fischchen ziehen zwar zur Oberfläche, fangen aber zu taumeln an und gehen offenbar an Erstickung zugrunde. Die Überlebenden gleichen drei Monate später den Eltern und veranstalten dann schon kleinere Imponierkämpfe. — H.-H. Stallknecht empfiehlt zwei Tage nach dem Schlüpfen der Jungfische Fütterung mit feinstem Staubfutter, möglichst mit Rotatorien.

„Alle Jungfische meiner Nachzuchten hatten die wabenförmige Kästelung in den Flossen ... Ich weiß nicht, ob sich die Kästelung bei den erwachsenen Nachzuchtweibchen verliert oder ob mein Zuchtweibchen diese Kästelung von Anfang an nicht hatte" (Verfürth 1970: 138).

2. Befunde an konserviertem Material

Material: 8 Ex. (5 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv.), Ttl 101—143 mm, Stdl 76 bis 110 mm. Es handelte sich, von dem kleinsten Tier abgesehen, durchwegs um gesunde, wohlgenährte Exemplare, die nach dem Abtöten eingefroren und später präpariert wurden. Sie werden als Belegexemplare vorliegender Arbeit unter den Katalog-Nummern ZSM 24 949—24 956 in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München (ZSM) aufbewahrt.

Diagnose: Typus-Art der Gattung *Belontia*, die sich von der zweiten, bis heute bekannten Art *(Belontia signata)* durch folgende Merkmale unterscheidet: Praeorbitale nicht (oder nur schwach) mit Zähnchen besetzt. Der Oberkiefer erstreckt sich bis zu einer Senkrechten, die zwischen den Nasenlöchern verläuft. Gesamtzahl der Rückenflossenstrahlen 26—33; Rückenflosse etwas länger als die Afterflosse. Eine am lebenden Fisch meist sehr deutliche Wabenzeichnung überzieht den weichstrahligen Teil der Rücken- und Afterflosse sowie die Schwanzflosse. Strahlen der Schwanzflosse kaum sichtbar verlängert (≈ 1 mm). Schwanzflossenstiel nur angedeutet.

Beschreibung (s. auch Gattungsdiagnose, S. 147):

Flossen: D XVI—XX/10—13, A XV—XVII/11—13, P 11—13, V I/5, C 1—16—1.

Branchiostegalstrahlen: 6

Schuppen: mLR 30—32, Ltr 5-6 — 1 — 12-15, Squ-praedorsal 20—24, Squ-praeventral 14—16, Schuppen zwischen P- und V-Ansatz 5—6, Schuppen zwischen Augenhinterrand und Praeopercularhinterrand 3—4, Schuppen zwischen Opercularvorder- und -hinterrand 3—4.

Tab. 1: Meristische Werte der untersuchten *Belontia hasselti*

ZSM. Nr.	24 949	24 950	24 951	24 952	24 953	24 954	24 955	24 956
Geschlecht	juv.	♂	♂	♀	♀	♂	♂	♂
Dorsale	XX/11	XVIII/12	XX/11	XVIII/11	XIX/12	XVIII/12	XVIII/12	XVIII/13
Anale	XVII/12	XVII/11	XVII/11	XVII/11	XVII/12	XVI/12	XVI/12	XVII/12
Pectorale	11	13	12	12	13	13	12	12
Ventrale	I/5	I/5	I/5	I/5	I/5	I/5	I/5	I/5
Caudale	18	18	18	18	18	18	18	18
mLR	31	32	32	32	31	31	31	30
Ltr	5—1—12	6—1—14	5—1—14	5—1—12	5—1—14	5—1—14	5—1—13	6—1—15
Squ prädorsal	20	22	20	23	20	24	23	22
Squ präventral	14	14	15	15	16	16	16	16

Der Beginn der Afterflosse liegt hinter dem Beginn der Rückenflosse, unter dem 5.—6. Dorsalstachel. Die fadenförmigen Verlängerungen der Bauchflossenstrahlen reichen bis zum VII.—XI. Analstachel (je nach Alter und Geschlecht).

Maße (in mm):

Tab. 2: Morphometrische Werte der untersuchten *Belontia hasselti*.

Ex.-Nr.	24 949	24 950	24 951	24 952	24 953	24 954	24 955	24 956
Ttl	101	130	133	142	141	143	127,5	140,5
Stdl	76	95	97	110	106	104	94	102,5
Körperhöhe	36,5	53	46	51	50,5	47,2	41,5	49,5
Kopflänge	22	27,5	28	30,5	31	31,7	28,8	29,7
Auge	8	8,5	8,5	9	9,5	9,3	8,9	9
Schnauze	6,5	7	7	7	7,4	7,9	6,4	6,7
Interorbitale	8,5	11	11	11,2	11,9	11,1	10,5	11
Praeorbitale	3	3,5	3,5	4	4,1	4,2	3,5	3,9
Dentale	5,5	6	7	6,8	7,1	7,2	6,8	7,2
Praemaxillare	6,2	6,4	6,5	6,6	7,1	7,3	6,7	7,1
Praemaxillar-fortsatz	4,5	5	5,1	5,2	5,8	6,1	5,2	5,8
Pectorale	16,5	27,5	28,2	27,5	28,3	29,5	27,8	30,2
Ventrale	25	36	36,5	31,5	41,3	33,5	30,2	31,8
Geschlecht	juv.	♂	♂	♀	♀	♂	♂	♂

Die Körperhöhe ist in der Stdl 1,8—2,3mal, die Kopflänge 3,3—3,6mal in der Stdl enthalten. Der längste Pectoralstrahl ist in der Stdl 3,4—4,6mal enthalten.

Der Augendurchmesser (Orbita-Rand) ist 2,8—3,5mal, die Schnauzenlänge (Schnauzenspitze—Augenvorderrand) 3,4—4,5mal, das Praeorbitale 7,3—8,2mal und das Interorbitale 2,5—2,9mal in der Kopflänge (Schnauzenspitze—hinterer Opercularrand) enthalten.

Tab. 3: Quotienten der untersuchten *Belontia hasselti*.

Ex.-Nr.	29 949	29 950	29 951	29 952	29 953	29 954	29 955	29 956
Stdl : Körperhöhe	2,1	1,8	2,1	2,2	2,1	2,2	2,3	2,1
Stdl : Pectorale	3,5	3,5	3,5	3,6	3,4	3,3	3,3	3,4
Stdl : Kopflänge	2,8	3,2	3,3	3,4	3,5	3,4	3,2	3,3
Kopflänge : Auge	3,4	3,9	4,0	4,4	4,2	4,0	4,5	4,4
Kopflänge : Schnauze	2,6	2,5	2,5	2,7	2,6	2,9	2,8	2,7
Kopflänge : Praeorbitale	4,6	3,4	3,4	4,0	3,8	3,5	3,4	3,4
Kopflänge : Interorbitale	7,3	7,9	8,0	7,8	7,6	7,6	8,2	7,3

Schriftenverzeichnis

Alfred, E. R.: The fresh-water fishes of Singapore. — Zool. Verhandel. Leiden **78**, 1966: 1—68.

Bader, R.: Bau, Entwicklung und Funktion des akzessorischen Atmungsorgans der Labyrinthfische. — Ztschr. wiss. Zool., A, **149**, 1936: 323—401.

Barlow, G. W., Liem, K. F. & W. Wickler: Badidae, a new fish family — behavioural, osteological, and developmental evidence. — Journ. Zool., London, **156**, 1968: 415—447.

Berg, L. S.: Classification of fishes both recent and fossil. — J. W. Edwards. Ann Arbor, Michigan 1947.

— — System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. — VEB Deutscher Verlag der Wiss., Berlin, 1958.

Blanc, M.: Catalogue des types d'Anabantidae et d'Ophiocephalidae (Poissons Téléostéens Perciformes) en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle. — Bull. Mus. Nation. Hist. Nat., Paris, 2. sér., **35**, 1963: 70—77.

Bleeker, P.: Topogr. Batavia. — Natuurk. Gen. Arch. Nederl. Indië **2**, 1845.

— — Bijdrage tot de kennis der visschen met doolhofvormige kieuwen van den Soenda-Molukschen Archipel. — Verhandel. Batav. Genootsch. **23**, 1850: 3—5.

— — Vijfde bijdrage tot de kennis der ichthyologische fauna van Borneo, met beschrijving van eenige nieuwe soorten van zoetwater-visschen. — Natuurk. Tijdschr. Nederl. Indië **2**, 1851: 415—442.

— — Zesde bijdrage tot de kennis der ichthyologische fauna van Borneo. Visschen van Pamangkat, Bandjermassing, Praboekarta en Sampit. — Ebenda, **3**, 1852: 407 bis 442.

— — Overzigt der ichthyologische fauna van Sumatra, met beschrijving van eenige nieuwe soorten. — Ebenda, **7**, 1854: 49—108.

— — Achtste bijdrage tot de kennis der ichthyologische fauna van Borneo. — Ebenda, **8**, 1855: 151—180.

— — Negende bijdrage tot de kennis der vissch-fauna van Banka. — Ebenda, **13**, 1859 (a): 359—378.

— — Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago Indico observatarum. — Verhandel. Natuurk. Ver. Nederl. Indië **6**, 1859 (b): 1—276.

— — Atlas ichthyol. — Amsterdam 1877.

— — Mémoire sur les poissons à pharyngiens labyrinthiformes de l'Inde archipélagique. — Verhandel. Koninkl. Akad. Wetensch., Amsterdam, **19**, 1879: 1—56.

Boulenger, G. A.: Fishes, Systematic account of Teleostei. — Cambr. Nat. Hist. **7**, 1904: 541—727.

Canestrini, J.: Zur Systematik und Charakteristik der Anabatinen. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien **10**, 1860: 697—712.

Cuvier, G.: Le règne animal, 2.édit., **2**. — Paris 1829.

— — Le règne animal. Edition accompagnée de planches gravées. Les Poissons. — Paris 1836—1849.

— — & M. Valenciennes: Histoire naturelle des poissons, **7**. — Paris 1831.

Day, F.: The fishes of India, **1**. — London 1878.

— — Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Fishes, **2**. — London 1889.

Deraniyagala, P. E. P.: The Labyrinthici of Ceylon. — Spolia Zeylanica (Ceylon Journ. Sci., B) **15**, 1929: 79—111.

— — *Malpulutta kretseri* — a new genus and species of fish from Ceylon. — Ceylon Journ. Sci. (B) **20**, 1937: 351—353.

Duncker, G.: Die Fische der malayischen Halbinsel. — Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg **21**, 1904: 133—207.

— — Die Süßwasserfische Ceylons. — Ebenda, **29**, 1912: 241—272.

Forselius, S.: Studies of anabantid fishes, I—III. — Zool. Bidr. Uppsala **32**, 1957: 93—597.

Fowler, H. W.: A list of the fishes known from Malaya. — Fish. Bull. Singapore **1**, 1938: 1—268.

Geisler, R.: Limnologisch-ichthyologische Beobachtungen in Südwest-Ceylon. — Int. Revue ges. Hydrobiol. **52**, 1967: 559—572.

Gill, Th.: Families and subfamilies of fishes. — Mem. Nat. Acad. Sci. **6**, 1893: 127 bis 138.

Goldstein, R. J.: Anabantoids. Gouramis and related fishes. — Trop. Fish Hobbyist Publ., Jersey City, USA, 1971.

Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzmann, S. H., & G. S. Myers: Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **131**, 1966: 339—456.

Günther, A.: Catalogue of the fishes in the collection of the British Museum, **3**. — London 1861.

— — Handbuch der Ichthyologie. — Wien 1886.

Herre, A. W. C. T., & G. S. Myers: A contribution to the ichthyology of the Malay Peninsula, 2. Fresh-water fishes. — Bull. Raffles Mus. & Library, Singapore, **13**, 1937: 53—74.

Hyrtl, J.: Über eine neue Rippenart und über das Labyrinth von *Polyacanthus Hasselti*. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. **21**, 1863: 11—16.

Jordan, D. S.: A classification of fishes, including families and genera as far as known. — Stanford Univ. Publ., Biol. Sci., **3**, 1923: 77—243.

Krull, H.: Namenliste der bekannteren Labyrinthfische zur Ermittelung der gültigen Namen. — Zool. Anz. **125**, 1939: 325—334.

Liem, K. F.: The comparative osteology and phylogeny of the Anabantoidei (Teleostei, Pisces). — Illinois Biol. Monogr. **30**, 1963: 1—149. Univ. Ill. Press, Urbana.

— — A morphological study of *Luciocephalus pulcher*, with notes on the gular elements in other recent teleosts. — Journ. Morphol. **121**, 1967: 103—133.

Maxwell, C. N.: Malayan fishes. — Journ. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. **84**, 1921: 175—280.

Meinken, H.: *Belontia hasselti* (Cuv. & Val., 1831), der Wabenschwanz-Makropode, eine hübsche Neueinführung aus dem indo-malaiischen Gebiet. — DATZ **23**, 1970 (a): 135—136.

— — Labyrinthfische. — Grzimeks Tierleben, **5**: 215—226. Zürich 1970 (b).

Morris, D.: The causation of pseudofemale and pseudomale behaviour: a further comment. — Behaviour **8**, 1955: 46—56.
Myers, G. S.: Notes on the nomenclature of certain Anabantids and a new generic name proposed. — Copeia **118**, 1923: 62—63.
— — Notes on Anabantids, III. — Copeia **150**, 1926: 97—100.
Nieuwenhuizen, A. v. d.: Importen voor de lens. — Het Aquarium **42**, 1972: 288 bis 290.
Pfeiffer, P.: Haltung und Zucht von *Belontia hasselti*. — Aquar. Terr. **20**, 1973: 102.
Randow, H.: Zierfische aus der Südsee, ihre Haltung und Pflege im Aquarium der deutschen Liebhaber. — Das Aquarium 1935: 70—74, 90—92, 119—121.
Regan, C. T.: The Asiatic fishes of the family Anabantidae. — Proc. Zool. Soc. London **1909**, 2: 767—787.
Sanders, M.: Die fossilen Fische der alttertiären Süßwasserablagerungen aus Mittel-Sumatra. — Verhandel. geolog.-mijnbouwk. Genootsch. Nederl. en Kolon., Geol. ser., **11**, 1936: 1—144.
Schenk, E. T., McMasters, J. H., et al.: Procedure in Taxonomy. — Stanford, California, 1956.
Schneider, H.: Die Bedeutung der Atemhöhle der Labyrinthfische für ihr Hörvermögen. — Ztschr. vergl. Physiol. **29**, 1941: 172—194.
Stallknecht, H.-H.: *Belontia hasselti* (Cuvier und Valenciennes 1831), der Wabenschwanz-Makropode. — Aquar. Terr. **20**(2), 1973.
Sterba, G.: Handbuch der Aquarienfische. — BLV München-Bern-Wien 1972.
Tweedie, M. W. F.: Notes on Malayan fresh-water fishes. — Bull. Raffles Mus., Singapore, **24**, 1952: 63—95.
Vaillant, L.: Contribution à l'étude de la faune ichthyologique de Bornéo. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., Paris, **5**, 1893: 23—114.
Verfürth, H.: Zur Haltung, Pflege und Zucht von *Belontia hasselti*. — DATZ **23**, 1970: 137—138.
Weber, M.: Die Süßwasser-Fische des Indischen Archipels. — Zool. Ergeb. einer Reise in Niederl. Ost-Indien, **3**: 405—476. Leiden, 1894.
Weber, M. & L. F. de Beaufort: The fishes of the Indo-Australian Archipelago, **4**. — Leiden 1922.

Danksagung

Durch Informationen bzw. durch Beschaffung schwer zugänglicher Literatur haben uns unterstützt Mr. E. R. Alfred (Singapore), Herr J. Bogner (München), Miss P. Edwards (Brit. Mus. London), Herr Dr. W. Foersch (München), Herr H. Meinken (Bremen), Prof. Dr. K. F. Liem (Cambridge, USA), Herr D. Schaller (Klosterreichenbach/Württ.) und Herr H. Verfürth (Neunkirchen/Saar).

Bei der Illustration dieses Beitrages waren uns behilflich Herr A. Böhm (München), Herr Dr. W. Foersch, Herr K. Liedl (München) und Herr G. Walter (München).

Allen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt.

Anschrift der Verfasser:
Dr. Dr. Gerhard Benl, Dr. Fritz Terofal,
Zool. Sammlung des Bayer. Staates, Ichthyologische Abteilung,
8 München 19, Schloß Nymphenburg (Nordflügel)

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis III

Erklärung zu Tafel I

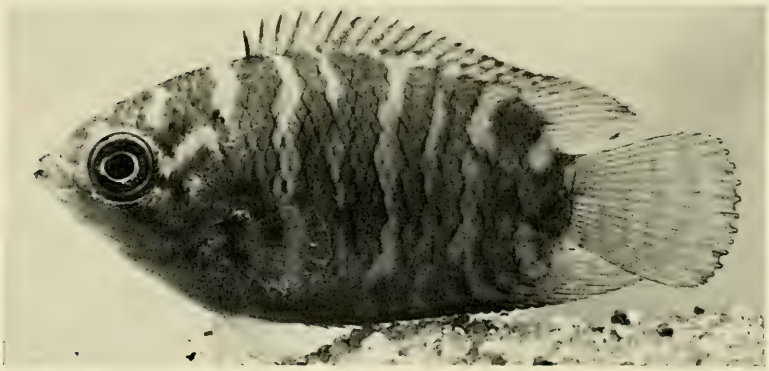
Belontia hasselti (Cuvier)

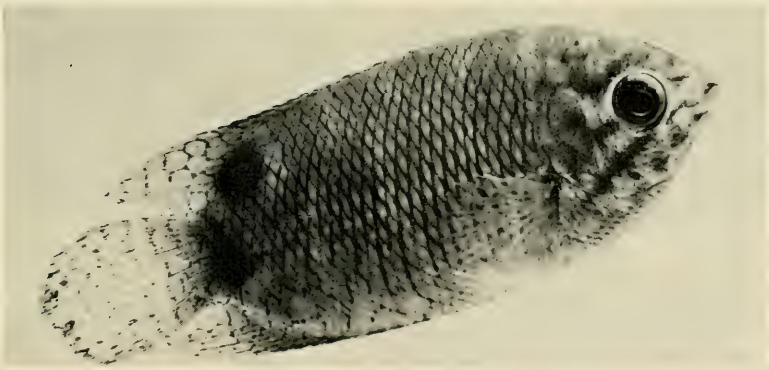
Fig. 1: Jungtier, 3 cm Totallänge, mit ausgeprägtem Ocellus. D. S c h a l l e r fing diesen Fisch in einem Gewässer bei Ayer Hitam (Johor), ca. 80 km nordwestlich von Singapore. — Foto W. F o e r s c h.

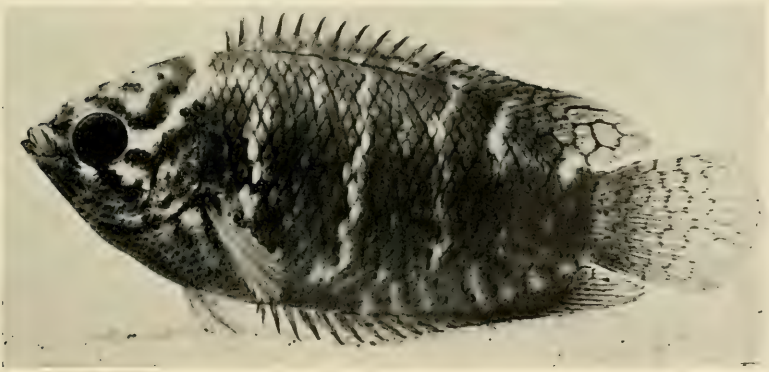
Fig. 2: Dasselbe Jungtier in Abwehrstellung mit aufgerichteter Dorsale und typischer Schreckfärbung. — Foto W. F o e r s c h.

Fig. 3: Der nämliche Fisch, etwa zwei Monate älter. Deutlich tritt das Wabenmuster hervor. — Foto W. F o e r s c h.

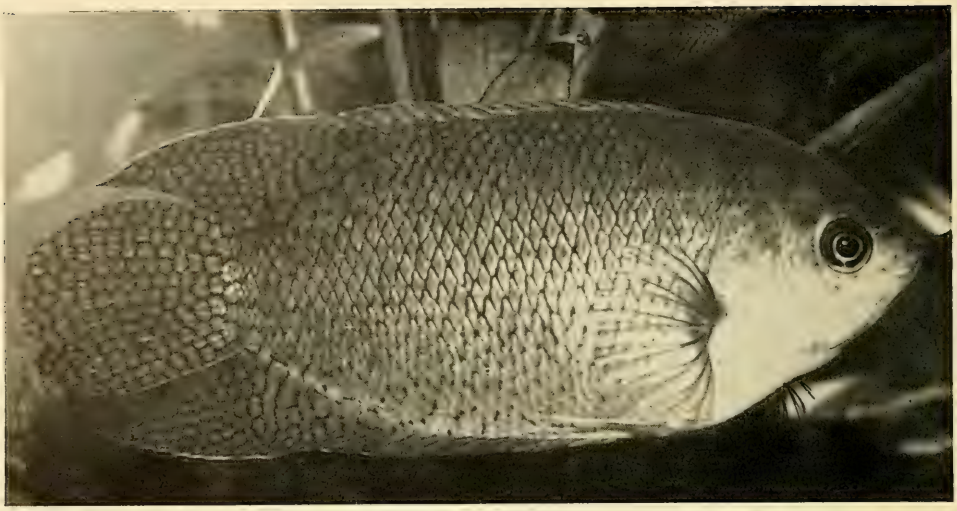
Fig. 4: Die dunklen Querbänder, die bei juvenilen Belontien sehr schnell erscheinen, können sogar an demselben Individuum immer wieder anders gestaltet sein. — Foto W. F o e r s c h.

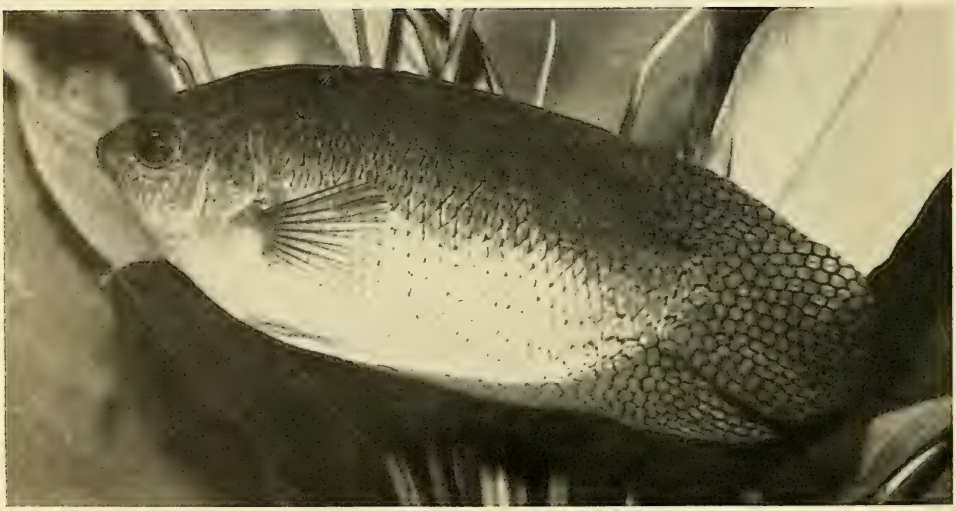


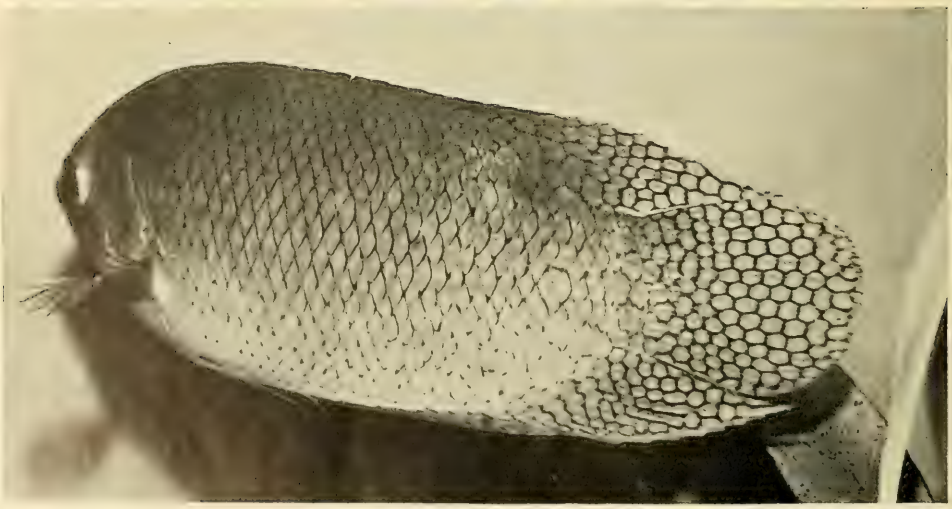




Tafel II







Erklärung zu Tafel II

Belontia hasselti (Cuvier)

Fig. 1: Adulter Fisch, ca. 14 cm Totallänge. Die Zahl der Zellen des auf den Rumpf übergreifenden Wabenmusters hat sich erheblich vergrößert; der Schwanzflossenstiel ist kaum zu erkennen. Die Sektion ergab, daß es sich bei diesem Tier um ein Weibchen handelt. — Foto G. B e n l.

Fig. 2: Ein Vertreter männlichen Geschlechts. — Foto G. B e n l.

Fig. 3: Auch bei diesem Männchen bildet der weichstrahlige Teil der Dorsale und der Anale mit der Schwanzflosse einen geschlossenen Saum, der den Rumpf zu verlängern scheint. Das Netzmuster ist hier besonders augenfällig. — Foto G. B e n l.

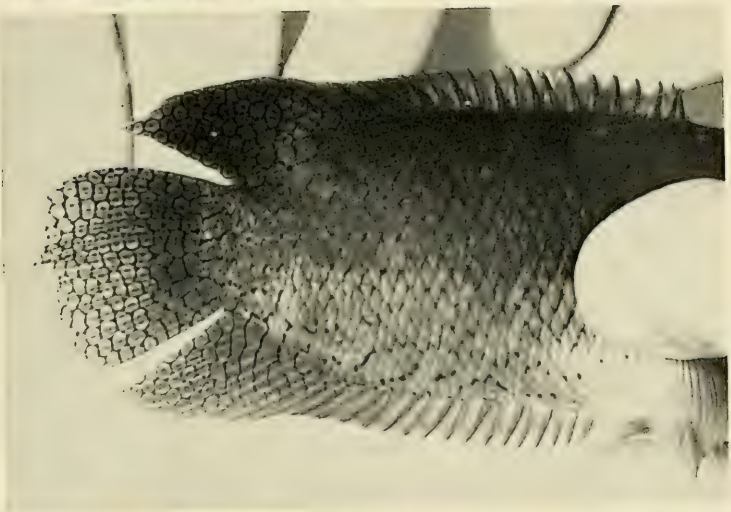
Erklärung zu Tafel III

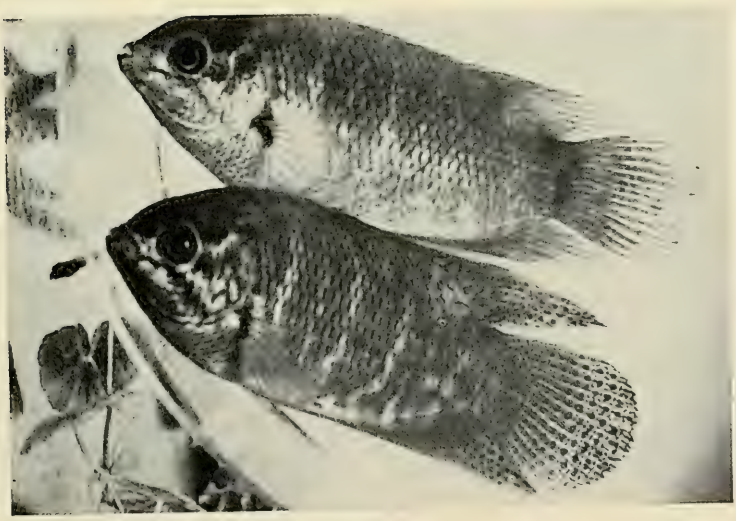
Belontia hasselti (Cuvier)

Fig. 1: Ein Tier in Schlafstellung. Die Dorsale ist aufgerichtet, schwarze Vertikalbänder überziehen die Flanken, die Grundfarbe erscheint aufgehellt. Die Zellen des Wabenmusters zeigen dunkelgraue Kerne. — Foto G. B e n l.

Fig. 2: Eine ähnliche Verfärbung der Flossenzeichnung vollzieht sich, wenn der Fisch in einen Schockzustand versetzt wird. — Foto W. F o e r s c h.

Fig. 3: Um das Fotografieren zu erleichtern, wurden die Fische in einer Petrischale fixiert. In dieser Streßsituation traten beim Männchen tiefschwarze Kerne in den Maschen des Flossenmusters auf. — Foto H. V e r f ü r t h.





S-E5- M no. 7

VERÖFFENTLICHUNGEN
der
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY
JAN 13 1975
HARVARD
UNIVERSITY

Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae)

Teil III

Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera (Panthera) leo* (Linnaeus 1758)

von

Helmut Hemmer

(Mit 12 Tafeln und 22 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 167—280	München, 1. August 1974

Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae)

Teil III

Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera (Panthera) leo* (Linnaeus 1758)

von

Helmut Hemmer

(Mit 12 Tafeln und 22 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 167—280	München, 1. August 1974

1. Einleitung

Der Versuch zur Aufklärung des Evolutionsgeschehens innerhalb einer Art, der die Beschreibung ihrer Entwicklung in Zeit und Raum, von ihren Wurzeln in einer anderen Art her bis zu ihrer rezenten Formenmannigfaltigkeit zum Ziel hat, kann grundsätzlich aus zwei verschiedenen Richtungen angesetzt werden, wobei jedoch nur deren letztliche Integration zum erstrebten Ergebnis führen wird. So ist ein derartiges Problem auf der einen Seite von der Untersuchung der Fossilbelege, ausgehend von den ältesten Nachweisen der betreffenden Art bis hin zu den zeitlich jüngsten Funden, anzugehen, andererseits aber auch aus dem Studium rezenter Populationen in vergleichend-systematischer und biogeographischer Hinsicht. Letzterer Ansatz ist schon deshalb von wesentlicher Bedeutung, weil bekanntlich die Evolution ein Vorgang ist, der sich nur im Blick auf Populationen, nicht aber auf Einzelwesen allein richtig verstehen läßt (vgl. z. B. Mayr 1967). Zu ihrer Erforschung ist daher eine Grundkenntnis der Variabilität innerhalb von Populationen der betreffenden Art erforderlich, die sich in der Regel einwandfrei nur am Rezentmaterial erarbeiten läßt, wo der Populationszusammenhang im Zeitquerschnitt gesichert ist. Zum anderen spielt das Wissen um die ökologische Anpassung und das Verhalten der Art eine Rolle, das sich nur am lebenden Tier gewinnen läßt. Zum dritten sind Verwandtschaftsverhältnisse zwischen mehreren Populationen um so leichter abklärbar, je mehr Merkmale dafür zur Verfügung stehen. Während der Bearbeiter beim Fossilmaterial in der Regel auf osteologische Merkmale allein angewiesen ist, hat er beim Studium rezenter Artangehöriger darüber hinaus meist eine Zahl weiterer Merkmale zur Verfügung, die ihm die Möglichkeit bieten, ein von verschiedenen Seiten her begründetes Bild von den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Art zu erreichen.

Dementsprechend bringt der im folgenden zu gebende Überblick über die Artgeschichte des Löwen im ersten Teil die intraspezifischen Verwandtschaftsverhältnisse rezenter Löwen zur Darstellung, woran im zweiten Teil eine Übersicht über die Fossildokumentation und ihre Aussagen anschließt. Im ersten Abschnitt, der sowohl auf Literaturauswertung aufbaut, als auch auf neuen Untersuchungen an Museumsmaterial begründet ist, wird die Behandlung der osteologischen Merkmale bei den rezenten afrikanischen Löwen auf das Mindestmaß beschränkt, das für das zu erreichende Ergebnis und auch für den Vergleich von Fossilformen notwendig ist, nachdem eine osteologische Vergleichsuntersuchung dieser Formen mit in den Grundzügen mit den hier dargelegten Befunden übereinstimmenden Ergebnissen auf der Basis außerordentlich umfangreichen Materials derzeit von Boné (mündl. Mitt.) zur Publikation vorbereitet wird.

2. Material und Methode

Zur vergleichenden Untersuchung der Fell- und Schädelmerkmale rezenter Löwen stand dem Verfasser das Material folgender Sammlungen zur Verfügung:

Zoölogisch Museum Amsterdam, Naturhistorisches Museum Basel, Naturhistorisches Museum Bern, Museum Alexander Koenig Bonn, Überseemuseum Bremen, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Natur-Museum Senckenberg Frankfurt/M., Zoologisches Staatsinstitut und Museum der Universität Hamburg, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie Leiden, Naturhistorisches Museum Mainz, Paläontologisches Institut der Universität Mainz, Zoologische Staatssammlung München, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Naturhistorisches Museum Wien, I. Zoologisches Institut der Universität Wien, Städtisches Museum Wiesbaden, Zoologisches Museum der Universität Zürich.

Fossilmaterial konnte aus folgenden Sammlungen studiert werden:

Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Sammlung Prof. von Koenigswald, Frankfurt/M., Geologisches Institut der Universität Göttingen, Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Halle, Geologisches Institut der Universität Heidelberg, Naturhistorisches Museum Mainz, Paläontologisches Institut der Universität Mainz, Paläontologisches Institut der Universität München, Institut für Quartärpaläontologie Weimar, Naturhistorisches Museum Wien, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Städtisches Museum Wiesbaden.

Am Schädelmaterial wurden die gängigen Längen-, Breiten- und Höhenmaße erfaßt, teilweise auch die Hirnraumkapazität; ferner wurde Wert auf morphognostische Merkmale gelegt, denen beim Studium der Felle und montierten Exemplare die Hauptrolle zukam. Die Messungen erfolgten am Schädel mittels Schieblehre auf 1 mm, am Gebiß auf $^1/_{10}$ mm genau. Statistische Auswertungen wurden mit in den vergleichenden Systematik üblichen Verfahrensweisen vorgenommen (Mittelwert, Standardabweichung, t-Test, Korrelation, Allometrierechnung mit Bestimmung von Hauptachsen und Reduzierten Hauptachsen; vgl. z. B. Rempe 1962, Hemmer 1967b, 1970).

Die Beobachtung und morphognostische Erfassung lebender Löwen mit bekanntem Herkunftsgebiet war besonders in den Zoologischen Gärten von Osnabrück, Rotterdam und Stuttgart möglich.

Für Unterstützung bei der Material-Bearbeitung in ihren Sammlungen, für die Zurverfügungstellung von Unterlagen zu eigenen Arbeiten, für die Zusendung von Maßen verschiedener Stücke und von Photos, für Hinweise verschiedener Art und Diskussion verschiedener Einzelergebnisse gilt der Dank des Verfassers Frau Dr. Schütt (Göttingen) und den Herren Dr. Anderson (New York), Andrae (Osnabrück), Dr. Bauer (Wien), Dr. van Bemmel (Rotterdam, jetzt Leiden), Prof. Dr. Berg (Mainz), Prof. Dr. Boné (Louvain), Dr. Boy (Mainz), Dr. van Bree

(Amsterdam), Prof. Dr. Brüning (Mainz), Prof. Dr. Burla (Zürich), Dr. Claude (Zürich), Dr. Felten (Frankfurt/M.), Dr. Fill (Wiesbaden), Frey (Hochstadt), Prof. Dr. Friedrich (Bremen), Dr. Groves (London), Dr. Haltenorth (München), Dr. Husson (Leiden), Jakobsen (Århus), Dr. Kahlke (Weimar), Dr. Kleinschmidt (Stuttgart), Prof. Dr. von Koenigswald (Frankfurt/M.), Dr. Kraatz (Heidelberg), Dr. Kumerloeve (München), Prof. Dr. von Lehmann (Bonn), Dr. Mazak (Prag), Dr. Morris (London), Dr. Petter (Paris), Dr. Pfiffl (Wien), Prof. Dr. Röhrs (Hamburg, jetzt Hannover), Prof. Dr. Rothausen (Mainz), Dr. Sägesser (Bern), Dr. Schaefer (Basel), Dr. Scheer (Darmstadt), Schlawe (Berlin), Stapf (Nierstein), Prof. Dr. Starck (Frankfurt/M.), Prof. Dr. Thenius (Wien), Dr. Tjønneland (Addis Abeba), Dr. Todd (Boston, Mass.), Prof. Dr. Tobien (Mainz), Freiherr von Wolff (Addis Abeba).

Besonderer Dank gilt auch der Deutschen Anlagen-Leasing Service GmbH, Mainz, die durch einen Druckkostenzuschuß die Drucklegung dieser Arbeit ermöglichte.

3. Die Löwen des Holozäns

3.1 Allgemeines

Bedeutende Beiträge zur Kenntnis der Unterartsystematik rezenter Löwen wurden in jüngster Zeit besonders durch Mazak (1968, 1970a und b) und Todd (1965) gegeben, wobei jeweils die Kennzeichen besonders klar definierbarer Formen (Berberlöwe, Kaplöwe, indischer Löwe) im Vergleich zu Löwen des afrikanischen Hauptverbreitungsgebietes herausgearbeitet wurden. Die Problematik der häufig zur Diagnose angeführten Fellmerkmale wurde von Weigel (1961) hauptsächlich für die Fell- und Mähnenfarbe dargelegt, wonach die Unterschiede zwischen einzelnen der beschriebenen Unterarten oft weit geringer als die Variationsbreite in einer einzigen Population erscheinen.

Bei der Beurteilung des systematischen Wertes eines Merkmals wird stets die starke Modifikabilität sowohl von Schädel-, als auch von Felleigenheiten in Betracht zu ziehen sein, wie sie vor allem bei Gefangenhaltung unter kühleren und feuchteren Klimaverhältnissen als in den Heimatländern zum Ausdruck kommt. Wie Hollister (1917, 1918) zeigte, können Schädel im Zoo aufgewachsener Löwen breiter, kürzer und massiger sein als solche von Wildlöwen, wobei es sich bei den von Hollister untersuchten Zoolöwen allerdings nach Feststellung Howells (1925) um mehr oder minder pathologische Fälle handelt, die in der Knochenstruktur Symptome der Osteitis deformans oder Paget'schen Krankheit erkennen lassen. Dies ist besonders auch bei der unter Berücksichtigung der absoluten Schädelgröße im Mittel ca. 15% (Hemmer 1971a) geringeren Hirn-

größe dieser Zootiere im Vergleich zu Wildlöwen zu beachten. An den Fellmerkmalen konnte Hollister besonders Veränderungen der Färbung (bei den Zoolöwen dunkel bräunlich-zimtfarben-ocker gegenüber fahl und hell rötlichgelbgrau) und der Mähnenlänge und -dichte finden (Ellbogenbüschel bis zu 200 mm lang gegenüber bei Wildlöwen entsprechender Herkunft gewöhnlich ca. 60—80 mm).

Zum Versuch der Feststellung der Verwandtschaftverhältnisse innerhalb der Art *Panthera leo* sei im Folgenden der von der „Neuen Rassenkunde" der Anthropologie (Schwidetzky 1962) vorgezeichnete Weg beschritten, der eher zum Erfolg zu führen verspricht, als die häufig praktizierte Methode der Unterartenbeschreibung aufgrund eines oder zweier Merkmale ohne den nötigen Vergleich mit allen anderen Formen der Art und deren Variabilität. Einzelne Merkmale seien dabei auf ihre systematische Brauchbarkeit hin geprüft und ihre Ausprägung im gesamten Verbreitungsgebiet, soweit nach Literatur und eigenen Untersuchungen möglich, festgestellt. Die kombinierende Verarbeitung der einzelnen Merkmalsverteilungen soll dann die Unterscheidung voneinander abweichender Populationsgruppen (taxionomisch: Unterarten) ermöglichen und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen aufzuzeigen helfen.

3.2 Die Einzelmerkmale

3.2.1 Mähnengestalt

Noch bei neueren kurzen Unterartdiagnosen (so Weigel 1961, Mazak 1968 b) tauchen die Begriffe „starke Mähne" oder „schwache Mähne" auf. Daß die Mähnenstärke, also die Länge der Haare, Dichte und Umfang der Mähne, starken äußeren Einflüssen unterworfen ist und daher in weitem Bereich variieren kann, zeigen aber nicht nur die Untersuchungen Hollisters (1917, 1918), sondern darauf weist bereits Selous (1908) ausdrücklich für Wildlöwen aus Südrhodesien hin.

Die starke Abhängigkeit der Löwenmähne von physiologischen Faktoren (Hormonspiegel) geht sowohl aus ihrem Verschwinden bei Kastration (Schenkel 1964: adulter Wildlöwe mit vorher starker Mähne verliert 3 bis 4 Monate nach der Kastration seine Mähnenhaare; Puschmann 1964 und Vörringer 1966: bei im Zoo kastrierten Löwen verschwindet die Mähne nach 7 Monaten bzw. ½ Jahr vollständig), als auch aus einer Mitteilung Adamsons (1964) hervor, wonach zwei Junglöwen, die bereits geringen Mähnenwuchs zeigten, diese Mähnenansätze beim Umsetzen in eine neue Landschaft wieder verloren. Im Alter ist auch bei einer Löwin leichte Mähnenbildung möglich (Schneider 1949).

Eine Feststellung Adamsons (1962), nach welcher zwei unter gleichen Außenbedingungen aufgewachsene männliche Löwenzwillinge in einem Fall eine ziemlich kurze, helle Mähne, im anderen eine viel längere, dunkle Mähne entwickelten, kann als Hinweis gewertet werden, daß zur

Ausformung der Mähne neben solchen physiologischen Faktoren auch genetische Verschiedenheiten eine Rolle spielen dürften.

Größeres Augenmerk als auf die Stärke ist auf die Gestalt der Mähne zu richten, auf die Fellbereiche also, in denen überhaupt Haarverlängerungen als Mähnenbildungen auftreten, in denen das Löwenfell grundsätzlich „Mähnenpotenz" besitzt. Wie früher (Hemmer 1966 c) bereits vom Verfasser dargelegt wurde, sind außer dem normalerweise vorhandenen Backenbart und der Halsmähne, die sich nach hinten in einem zwischen den Schultern durchziehenden Streifen als Schultermähne verlängert, Hinterarmmähne, d. h. ein Mähnenstreif hinter dem Oberarm, Bauchmähne und Ellbogenbüschel möglich.

Davon auch an Abbildungen am deutlichsten und am leichtesten zu erfassen sind Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Hinterarmmähne und einer Bauchmähne. Da diese Mähnenbezirke am häufigsten bei besonders stark bemähnten Löwen auftreten, wie Berberlöwen bzw. deren eingekreuzten Nachkommen als „Normallöwen" der Zoologischen Gärten oder Kaplöwen (vgl. Mazak & Husson 1960, Mazak 1964 a, 1970 a und b, Hemmer 1966 a) es meist sind, ist auch hier die Frage nach ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen zu stellen, nach ihrem eventuellen Zusammenhang mit der Mähnenstärke.

Für die Hinterarmmähne liegt der Fall dabei ziemlich klar. Weder bei den von Hollister (l. c.) untersuchten Zoolöwen mit Herkunft Kenia noch bei solchen aus Ostafrika, die der Verfasser selbst überprüfen konnte, treten auch bei sonst stark bemähnten Tieren Hinterarmmähnen auf. Höchstens hinter der Schulter ist die Schultermähne ein Stück nach unten ausgezogen.

Als scharfer Gegensatz hierzu wird bei berberstämmigen Tieren die Hinterarmmähne sofort zusammen mit den anderen Mähnenbezirken angelegt, bei noch schwacher Halsmähnenentwicklung. Erst später, bei stärkerer Mähnenbildung, tritt sie mit der Hals- und Schultermähne in Kontakt bzw. wird von dieser z. T. von vorn her überdeckt.

Ähnlich steht es mit der Bauchmähne. In ganz geschlossener Form, von vorn bis hinten durchgehend, kommt sie bei kaum einem der normalen ost- oder südafrikanischen (Ausnahme Kapland) Löwen vor, wenn auch deren Halsmähnen in manchen Fällen stärker sind als bei bauchmähnentragenden Kap- oder Berberlöwen (vgl. unten). Die verschiedenen Stufen, die bei der Individualentwicklung der Halsmähne hintereinander zu beobachten sind (Akaki 1965), entsprechen den graduellen Abstufungen, wie sie zwischen den Mähnen adulter Löwen einer Population (z. B. Ostafrika) auftreten. Welche dieser Stufen von einem Individuum letztlich erreicht wird, erscheint im weitem Maße, wie die oben angeführten Befunde lehren, sowohl von inneren, als auch von äußeren Faktoren abhängig. In systematischer Hinsicht sollten jedenfalls alle innerhalb dieser Reihe liegenden Möglichkeiten als Einheit gewertet werden. Der Verlauf der Mähnenentwicklung bei dem ostafrikanischen, keine Hinterarmmähne und Bauchmähne tragenden Typ ist in Tafel I (in Anlehnung an die Darstellung Akakis 1965)

zusammengestellt. Bei den Endstufen dieser Reihe kann es zur Bildung einzelner verlängerter Haarbüschel am Bauch, besonders in dessen caudalem Abschnitt, kommen, wie sie verschiedentlich bei Zootieren zu beobachten sind (cf. Hollister). Diese Entwicklungsreihe I der Löwenmähne unterdrückt offenbar also die Anlage von Bauch- und Hinterarmmähne fast ganz und läßt sie erst in den Endstadien in Ansätzen in Erscheinung treten, während die Entwicklungsreihe II (Tafel II) die Anlage von Bauch- und Hinterarmmähne auf ein frühes Entwicklungsstadium vorverlegt.

Mähnengestalt adulter Individuen in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Literatur:

Mähnenbeschreibung nach Mazak (1968, cf. Mazak 1964, 1970b, Mazak & Husson 1960): „Die Mähne bedeckt Backen, Brust, Schultern, Oberarm und reicht mit einem breiten Streifen an und über die Schulterblätter und darüber hinaus bis zum Rücken. Von dort steigt ein Streifen langer Haare dem Hinterrand des Oberarmes, der gewöhnlich in seinem Unterteil mähnenlos ist, entlang und schließt sich dem reich entwickelten Ellenbogen-Haarbüschel und der Mähne auf der Unterbrust an. Von der Brust zieht sich nach rückwärts auf den Bauch ein Streifen Langhaare. Die Bauchmähne ist hinten am Bauch am längsten."

Eigene Befunde:

Die Untersuchung der auch von Mazak studierten Kaplöwen in den Museen von Leiden, Paris, Stuttgart und Wiesbaden und des möglicherweise ebenfalls aus dem Kapland stammenden Löwen im Museum Amsterdam (Mazak 1970b) (das herkunftsmäßig umstrittene Wiener Exemplar [Hemmer 1966a, Mazak 1970b] sei dabei außer Acht gelassen) zeigt, daß zwar bei allen Individuen eine Bauchmähne mit der größten Länge in der Regio mesogastrica (cf. Mazak 1964) vorhanden ist, daß aber die Ausbildung der Hinterarmmähne wechselt von kaum angelegt bis in breiten Streifen stark ausgebildet. Die Mähne endet hinter den Schultern und variiert von schwach bis stark, die Hinterarmmähne und Bauchmähne erscheinen weitgehend davon unabhängig angelegt. Sämtliche Individuen lassen sich in die Mähnenentwicklungsreihe II einordnen bzw. zu einem Mischtyp zwischen den Reihen I und II, bei dem die Bauchmähne auch bei starker Hals- und Schultermähnenentwicklung nicht besonders stark und die Hinterarmmähne nur in geringem Maße ausgeprägt ist.

Transvaal:

Literatur:

Diagnose von *Panthera leo krugeri* nach Roberts (1929 und 1951): "The mane extends from the crown just in front of the ears and whole back

of the head and neck to the forepart of the shoulders and chest, dorsally extending in a ridge a foot behind the clearly marked line which extends along the forepart of the shoulders."

Eigene Befunde:

Nach Abbildungen von Heck (1899), Swanepoel (1962), Wells (1933) und Yates (1935) kann die Mähne als im Rahmen der Robertsschen Beschreibung von kurz (schwach) bis lang (stark) variierend bezeichnet werden, wobei keine Hinterarmmähne oder Bauchmähne auftritt. Sie ordnet sich in allen Fällen klar der Mähnenentwicklungsreihe I zu.

Kalahari, Okavango-Becken, Südwest-Afrika:

Literatur:

Die Mähne des Löwen der Kalahari ist nach Roberts (1948 und 1951) sehr kurz und schwächer als bei den Löwen des Kruger-Parks. Im nördlichen Teil Südwestafrikas, in der Etoscha-Pfanne und im Kaokoveld, sowie im Okavango-Becken ist die Mähne nach Roberts (1951) und Zukowsky (1924) ebenfalls kurz und reicht nur bis zu den Vorderbeinen. Photos von Löwen des Etoschalandes bei Heck (1955) zeigen Mähnenformen der Reihe I, solche von Kalaharilöwen bei Eloff (1973) belegen die Existenz von stark bemähnten Tieren des gleichen Typs.

Eigene Befunde:

Bei einem Okavango-Löwen im Museum Frankfurt/M. ist die Mähne sehr kurz und schwach, nur als Backenbart und am vorderen Teil des Halses entwickelt. Demgegenüber trägt ein aus Südwestafrika importierter Löwe im Zoo Rotterdam eine überaus üppige Mähne, die vollkommen der Endstufe der Mähnenentwicklungsreihe I (Tafel I, Fig. 6) entspricht (Tafel III, Fig. 1). Gleiches gilt für einen südwestafrikanischen Löwen im Zoo Stuttgart.

Rhodesien und Mozambique:

Literatur:

Selous (1908): "The mane usually grows round the neck and on the chest only, with a prolongation from the back of the neck to behind the shoulder blades. Sometimes large full-grown male lions will be practically maneless. Occasionally specimens will be met with in which the entire shoulders as well as the neck will be covered with mane." Nach Selous' Abbildungen kommen manchmal bei stark bemähnten Tieren Haarbüschel am Bauch vor; ein Individuum aus Matabeleland zeigt eine starke Mähne über die Schulter, Bauchhaarbüschel fast als Bauchmähne geschlossen. Ein von Krumbiegel (1952) abgebildeter Löwe besitzt einen hinter der Schulter herabgezogenen Mähnenzipfel und sehr starke Ellbogenbüschel. Abbildungen bei Carr (1962) zeigen kurze Mähne bis an die Schulter und

dorsal einen schmalen, darüber hinausgehenden Streifen (vgl. besonders Abb. zu p. 105 bei Carr).

Fast alle in der Literatur abgebildeten Mähnenformen bei Löwen der fraglichen Gebiete sind als zum Entwicklungstyp I gehörig zu bewerten. Lediglich das von Selous (l. c.) publizierte Tier aus Matabeleland läßt aufgrund der über die Endstufe dieser Reihe hinausgehenden Bauchmähnenbildung eine Beeinflussung aus Reihe II vermuten.

Angola und südliches Kongogebiet:

Literatur:

Nach Lönnberg (zit. n. Roberts 1951) Mähne "extending from the ears only over the neck and with a short crest over the withers". Nach einer Beschreibung von Jobaert (1954) kommen in Südkasai mähnenlose bis stark bemähnte Löwen vor (Mähne "couvrant les joues, le cou et une partie des épaules"). Eine Abbildung von Schouteden (1945) zeigt bei einem Südostkatanga-Löwen eine ziemlich starke Mähne.

Alle in der Literatur beschriebenen und abgebildeten Mähnenformen gehören klar zur Entwicklungsreihe I.

Tansania, Kenia, Uganda:

Literatur:

Beschreibung der Mähne nach Mazak (1958): „Sie bedeckt den Hals, die Brust und reicht bis über die Schulterblätter. Der Oberarm ist immer mähnenlos; die Bauchmähne ist überhaupt nicht vorhanden. Auf den Ellenbogen steckt regelmäßig ein Haarbüschel. Außer der standardmäßig gut gebildeten Mähne kann man Exemplare mit einer sehr schönen langen Mähne, die jedoch nur die vorerwähnten Körperteile bedeckt, sowie sehr schwach bemähnte oder praktisch mähnenlose Löwen beobachten. Bei den letztangeführten fehlt sogar der Ellenbogen-Haarbüschel." Mähnenlos sind z. B. die bekannten Menschenfresser von Tsavo (Photo in Bombay Nat. Hist. Soc. 1929). Demgegenüber kommen auch sehr stark bemähnte Tiere vor. So beobachtete Guggisberg (1960) im Serengeti-Park ein Individuum mit sehr voller Mähne, die nach hinten über den Widerrist hinweg und nach unten bis zwischen die Vorderbeine reichte, und das ihn vom Fehlen der Bauchmähne abgesehen an Kaplöwen erinnerte. Nach Hollister (1917 und 1918) wird die Mähne bei Massailöwen aus Kenia durch Zoohaltung auch über den Vorderteil der Schultern ausgedehnt, die Ellbogenbüschel werden sehr stark und z. T. bildet sich je ein Haarbüschel an den Bauchseiten als Bauchmähnenansatz. Ein derartiges Tier ist auch auf einem Gemälde von Kuhnert (in Brehm 1915) dargestellt. Ein von Kearton (1934) abgebildeter, von ihm eventuell in diesen Gebieten photographierter Löwe mit sehr starker Halsmähne trägt eine anscheinend durchweg ziemlich starke Bauchmähne. Nach der Originaldiagnose von Heller (1913) ist die Mähne von *Panthera leo nyanzae* "short, not exten-

ding on shoulders except on medium dorsal line where it forms a narrow ridge of hair 2 inch. wide by 10 inch. long."

Eigene Befunde:

Die Untersuchung von Fellen und montierten Exemplaren in den Museen von Bern, Bonn, Bremen, Frankfurt/M., Leiden, München und Paris zeigt die ganze Variabilität der Mähnenbildung innerhalb der Entwicklungsreihe I (Tafel III, Fig. 2 und 3), vom gänzlich unbemähnten adulten Tier bis zu den Endstufen mit die Schulter bedeckender Mähne, auch mit ganz leichtem Bauchmähnenansatz in Form einiger schwarzer Haare im caudalen Abschnitt. Im Museum Wien befindet sich ein sehr großer Löwe (NMW 558) mit der Etikettierung „Ostafrika 1917", der neben einer außerordentlich starken Halsmähne Hinterarmmähne und volle Bauchmähne besitzt (Tafel IV, Fig. 2). In der Mähnengestalt entspricht dieses Individuum der Endform des Mähnentyps II und ist damit mit Berberlöwen oder Kaplöwen zu vergleichen. Die scharfe Farbgrenze zwischen dem hellen Gelb des den Kopf umrahmenden vorderen Mähnenteils (Backenbart) und dem dunklen Schwarzbraun der übrigen Mähne läßt eine nordafrikanische (vgl. Mazak 1970a) Herkunft sehr unwahrscheinlich erscheinen. Diese Farbverteilung gleicht vielmehr derjenigen des Kaplöwen, von dem aber 1917 sicher keine Exemplare mehr lebten (Mazak 1964, 1970b). Bei Kreuzungstieren Berberlöwe × ostafrikanischer Löwe (z. B. Tafel IV, Fig. 1; Tafel VIII) entspricht die Mähne in Form und Farbverteilung mehr derjenigen des Berberlöwen. Dennoch ist die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß es sich bei jenem Exemplar um einen aus dem Zoo (Schönbrunn) mit großzügiger Herkunftsbezeichnung in das Museum gelangten Löwen handelt. Ein eventuelles früheres, höchst seltenes Vorkommen der Mähnenentwicklungsreihe II in den besprochenen Gebieten erscheint danach zwar nicht unmöglich, ist aber mit der denkbarerweise falschen oder vertauschten Herkunftsangabe des Wiener Exemplars und der unsicheren Herkunft der Aufnahme bei Kearton (1934) keinesfalls zu belegen.

Somaliland:

Literatur:

Nach der Beschreibung von Noack (1891) sind in der Mähne keine Unterschiede gegenüber geographisch anschließenden Formen ersichtlich. Zukowsky (1964) stellt eine neue Unterart des Löwen aus dem Gebiet des Webbi Schebeli im Somaliland auf, zu deren Holotypus er ein montiertes Exemplar im Museum Wien wählt; als Paratypoid bestimmt er einen im Zoo Osnabrück lebenden Löwen, der aus dem Hinterland von Mogadisho importiert worden war. „Die Mähne ist kurz oder von mittlerer Länge, durchaus nicht so lang und stark wie bei *P. l. somaliensis,* und sie läßt, wie bei *P. l. massaica,* ein Schulterdekolleté frei, das bei *P. l. somaliensis* von der Mähne überlagert wird" (Zukowsky l. c.). In der Freiheit soll diese

Löwenform eine kurze Mähne tragen; den Osnabrücker Löwen führt Zukowsky als Beispiel dafür an, daß die Mähne importierter Löwen in unserem Klima länger und dunkler wird (cf. Hollister 1917 und 1918).

Eigene Befunde:

Die beiden von Zukowsky (l. c.) als Holotypus und Paratypoid seiner Subspezies *webbiensis* erwählten Exemplare erweisen sich als Musterbeispiel der Variationspotenz der Mähne innerhalb der Entwicklungsreihe I bei Löwen etwa gleicher geographischer Herkunft. Die Mähne des Holotypus (Tafel V, Fig. 1) ist sehr kurz, während der Paratypoid (Tafel V, Fig. 2) eine ziemlich starke Mähne trägt. An diesem Beispiel läßt sich wiederum anschaulich demonstrieren, daß die Stärke der Mähne allein in keinem Fall zur systematischen Trennung zweier Formen berechtigt.

Nordöstliches Kongogebiet:

Literatur:

Nach Frechkop (1943) können im Albert-Park zwei Extremtypen unterschieden werden, zwischen denen Übergänge vorkommen: „le lion à crinière faiblement développée, limitée au cou" und „le lion à crinière foncée qui continue en arrière jusque derrière le garrot". Nach Abbildungen von Allen (1924) und Schouteden (1945) entsprechen die Mähnenformen denen ostafrikanischer Löwen.

Zentralafrika, Tschadgebiet, Kamerun:

Literatur:

Nach Malbrant (1952) in Zentralafrika „crinière faiblement et plus ou moins développée et limitée au garrot et aux côtés du cou en arrière"; „la crinière semble plus développée, à mesure que l'on s'avance vers les régions les plus orientales et méridionales". Nach Jeannin (1936) kommen in Kamerun sowohl sehr stark als auch sehr schwach bemähnte Löwen vor; es wurden Tiere gefunden, die den Beschreibungen von *senegalensis, kamptzi, somaliensis* und *massaica* entsprechen.

Eigene Befunde:

Bei einem zuletzt im Zoo lebenden Tier im Museum Wien reicht die Mähne wie bei ostafrikanischen Löwen in einem Streifen zwischen den Schultern auf dem Rücken nach hinten; hinter den Oberarmen ist sie in einem Zipfel herabgezogen. Damit steht sie etwas am Rande der Entwicklungsreihe I, da sie insgesamt nicht die Stärke besitzt, bei welcher eine solche Bildung normalerweise eintritt.

Westafrika:

Literatur:

Die überall zitierte Beschreibung der Mähne des Senegallöwen (z. B Matschie 1900, Brass 1911, Weigel 1961): schwach, läßt die Schulter frei und läuft nach hinten in eine Spitze aus, geht offensichtlich auf die Beschreibung Fitzingers (1868) zurück: „hinten nicht fast gerade abgegrenzt, sondern gegen den Widerrist zu in eine Spitze auslaufend". Die Originalbeschreibung dieser Mähnenform betont also weniger die Spitze als solche, sondern mehr das Weiterziehen eines Mähnenstreifens auf den Widerrist gegenüber der sonst gerade vor der Schulter endigenden Mähne. Eine eigene Mähnenform des Senegallöwen gegenüber ostafrikanischen Löwen geht daraus nicht hervor. Mazak (1968) gibt für den Senegallöwen an: „Mittelgroße Löwenrasse mit schwacher, verhältnismäßig oft fast ausstehender Mähne. Soweit die Mähne ausgebildet ist, pflegt sie kurz zu sein und bedeckt den Hals und die Brust, hinten reicht sie mit einem schmalen Streifen zu den Schulterblättern. Oberarm immer mähnenlos, Bauchmähne nie ausgebildet. Ellenbogenbüschel stehen fast regelmäßig aus oder sind nur angedeutet."

Eigene Befunde:

Ein Löwenfell aus Senegambien im Museum Frankfurt/M. ist sehr schwach bemähnt, mit leichtem Backenbart, Nacken- und Halsmähne und schwachen Ellbogenbüscheln. Es entspricht damit etwa der Anfangsstufe beider Mähnenentwicklungsreihen. Die Mähne eines Senegallöwen im Museum Wien ist stärker und endet auf dem Widerrist tatsächlich in einer stumpfen Spitze, ist damit aber auch nur einer der ersten Stufen der Entwicklungsreihe I vergleichbar, bei denen noch nicht ein Mähnenstreifen zwischen den Schulterblättern nach hinten ausgezogen ist (entspr. Tafel I, Fig. 2/3). Bei einem Junglöwen aus dem oberen Nigergebiet im gleichen Museum ist die Mähne zwar erst im Ansatz vorhanden, dieser spricht aber ebenfalls für eine Zugehörigkeit zu jener Entwicklungsreihe. Ein Senegallöwe im Museum Paris trägt eine nicht bis über die Schultern reichende Mähne der Reihe I, die zwischen den Schultern in einer kurzen Spitze ausläuft.

Abessinien:

Literatur:

Über das Aussehen der Löwen der verschiedenen Landesteile Abessiniens besteht zum Teil nur sehr unsichere Kenntnis. Brehm sagt, in Habesch scheine der Kaplöwe vorzukommen. Rosen (1953) bildet einen abessinischen Löwen ab („in the southern and western parts of the country"), der eine über Schulter und Oberarm reichende große Mähne trägt,

aber keine Bauchmähne. Von Wolff (1955) schreibt: „The Ethiopian lion has a dark profuse mane which extends to the middle of the back and also underneath the belly". Er bildet aber gleichzeitig einen Löwen vom ostafrikanischen Typ ohne Bauchmähnenansatz ab. (Verbreitung des Löwen nach diesem Autor: „The lion is found in the West, in the East of Dankali, Ogaden, Arusi, Borana and Gamo Gofa down to Kenya".) Blanford (1870) schreibt: „The Abessinian lion has only a short mane like that of Senegal". Der von Heller aus dem „Hochland von Abessinien" beschriebene Löwe *(Panthera leo roosevelti)* (nach Guggisberg 1960 kommen auf den abessinischen Hochländern seit langem keine Löwen mehr vor) war $1^1/_2$ Jahre lang im Zoo und besitzt genau die Mähne, wie wir sie durch Hollister (1917 und 1918) von ostafrikanischem Löwen aus Zoohaltung kennen, ist also ein Löwe dieses Mähnentyps — wie es bereits Hollister (1918) feststellt —, der vielleicht aus dem südlichen Abessinien stammt. Nach Krumbiegel (1952) trägt der abessinische Löwe eine Bauchmähne.

Eigene Befunde:

Verschiedene Umfragen des Verfassers führten zu keinem greifbaren Ergebnis. So sollen nach Starck (schriftl. Mitt.) aus Abessinien europäischen Zoos geschenkte Löwen sehr dunkle Herkunft besitzen und normalerweise in Europa oder Tanger gekauft sein. Tjønneland (Addis Abeba) teilte dem Verfasser über den abessinischen Löwen folgendes mit: „in so far as we know there are lions in the N. E. part of the country in the Danakil area East of the Dessie-Axum Road and the escarpment of the Highlands. There are also many lions in the south, in the Boran area. It is unlikely that any exist now in the Highlands of Shoa, Wollo, or Tigre. There are none in the high ground of Semien. The exact morphology of these lions is unknown to us, but the lions in Harar etc. are said to carry dark profuse manes to the midback and along the belly." Von Wolff (schriftl. Mitt.) sagt (in Ergänzung und Abänderung des oben Zitierten): „In freier Wildbahn gibt es wohl kaum Löwen mit Bauchmähne. Ich habe einige Löwen gesehen, sehr viele Felle. Mein Freund Cajdacs, der als Jäger und Präparator 50 Jahre im Lande ist und etliche Löwen geschossen, noch mehr gesehen hat und viele Felle hatte, hat nie solche gesehen. So wie die Skizze (Tafel VI, Fig. 1) ist oft die Mähne bis auf die Schulter, manchmal ein Haarstrupp im Ellenbogen." Den Endstufen von Mähnenreihe I entsprechendes Aussehen (Tafel I, Fig. 5/6) haben nach Photos von Tratz, die dem Verfasser durch Vermittlung von Frey zur Verfügung standen, Löwen aus der Palastmenagerie von Addis Abeba. Ein aus dem Zirkus Krone kommender, 30jähriger Löwe im Museum München soll aus dem abessinischen Bergland stammen. Dieses Fell ist durch eine bis hinter die Schultern reichende starke Mähne, Hinterarmmähne und Bauchmähne ausgezeichnet, wobei letztere caudal am längsten ist und nach vorne ausläuft. Die Mähnenbildung entspricht derjenigen von Kaplöwen, deren Vorkommen in Abessinien Brehm für möglich hielt. Ein Fell eines „abessinischen Lö-

wen" aus der Berliner Zucht im Museum Wien zeigt das gleiche Bild: allgemein starke Mähne, Hinterarmmähne und caudal ausgebildete Bauchmähne. Ebenfalls aus dem Berliner Zoo bildet Krumbiegel (1952, Abb. 12) einen „abessinischen Löwen" ab, dessen Mähne etwa der vorletzten Stufe der Entwicklungsreihe I entspricht, caudal mit sehr geringem Bauchmähnenansatz. Ein Photo eines dieser „abessinischen Löwen" aus dem Archiv des Berliner Zoos (Tafel VI, Fig. 2) zeigt ein Tier, das neben einer starken Hals- und Schultermähne caudal verlängerte Bauchmähne und schwache Hinterarmmähne trägt und damit wiederum die Mähnenreihe II ausprägt. Schlawe (schriftl. Mitt.) teilte dem Verfasser über diese Berliner Löwen folgendes mit: „Wahrscheinlich gehörten die Tiere der Dressurgruppe des Alfred Kaden (7 Mähnenlöwen) an, die 1937 die Löwensteppe ‚belebte'." Für keines dieser Zirkus- und Zootiere ist die wahre geographische Herkunft nachweisbar. Immerhin kann die Vermutung nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden, daß sie zumindest im Erscheinungsbild doch gewissen abessinischen Löwen ähnelten. Bei Brehm (1915) ist ein damals im Berliner Zoo lebender Löwe abgebildet, der ein Geschenk des Negus Menilek an den deutschen Kaiser Wilhelm II war und nach von Wolff (schriftl. Mitt.) sicher aus dem Gebiet des Gibbi stammt. Dieser Löwe besitzt außer einer sehr starken Hals- und Schultermähne eine Hinterarmmähne und eine durchgehende Bauchmähne (Mähnenreihe II).

Ägypten und Sudan:

Literatur:

Nach Guggisberg (1960) tragen die Löwen des Sudan meist schwächere Mähnen als die ostafrikanischen; die Variation reicht von mähnenlos bis zu relativ stark bemähnt (Bernatzik 1942). Nach Wagner (1841) erscheint die Mähne auf dem Widerrist gerade abgeschnitten. Im Gegensatz dazu trägt ein von Berggren (1963) beschriebener und abgebildeter, von ihm als Jungtier aus dem südlichen Teil des Sudans (Region um Juba) nach Schweden gebrachter und dort aufgezogener Löwe bei noch nicht voll entwickelter Halsmähne im Alter von 18 bis 20 Monaten durchgehende dunkle Bauchmähne und Ansätze einer Hinterarmmähne.

Eigene Befunde:

Die Untersuchung zahlreicher altägyptischer Löwendarstellungen gestattete dem Verfasser die Rekonstruktion des Erscheinungsbildes des altägyptischen Löwen (Hemmer 1963). Es stellte sich heraus, daß diese Tiere in der Regel mit schwachen bis mittelstarken Mähnen dargestellt wurden, welche bis zu den Schultern reichten und zwischen diesen auf dem Rücken in einer Spitze ausliefen oder als Mähnenstreifen bis hinter die Schultern auf dem Widerrist ausgezogen waren. Hinterarmmähne und Bauchmähne fehlten in der Regel (mit Ausnahme der ägyptischen Frühzeit), die Ellbogen-

büschel waren gut ausgeprägt. Die durch den Verfasser angefertigte zeichnerische Rekonstruktion (Hemmer 1963, Abb. 3) stimmt mit einem mittleren Stadium der Mähnenentwicklungsreihe I überein, die Gesamtvariabilität liegt mit Ausnahme weniger bauchmähniger Formen (Reihe II) ebenfalls innerhalb dieser Reihe. Der durch Berggren (1963) aus dem Sudan bekanntgewordene Löwe ist dagegen ein einwandfreier Vertreter der Mähnenreihe II. Ein Sudanlöwe im Museum Paris besitzt in ähnlicher Weise neben einer sehr starken Halsmähne den Ansatz einer Hinterarmmähne und caudal einer Bauchmähne. Im ägyptisch-sudanesischen Raum kommen oder kamen demnach wohl hauptsächlich Löwen des Mähnenentwicklungstyps I, seltener daneben aber auch solche des Typs II und Mischformen vor, von denen allerdings nicht bekannt ist, inwieweit sie auf eine bestimmte Landschaft beschränkt sind.

Atlasländer:

Literatur:

Vom Aussehen des nordafrikanischen Berberlöwen wurden bereits früh Beschreibungen gegeben (so Wagner 1841, Fitzinger 1868); in alten Büchern existieren eine Reihe mehr oder weniger naturgetreuer Abbildungen (so z. B. das von Krumbiegel [1952] reproduzierte Bild aus der 1. Auflage von Brehms Tierleben von 1864). In neuester Zeit kennzeichnet Mazak (1968) diese Löwen wie folgt: „Eine große Löwenrasse mit mächtiger, aus langen Haaren zusammengesetzter Mähne, die den Hals, die Brust, die Schultern und Oberarme der vorderen Gliedmaßen, sowie den Bauch bedeckt. Auf den Ellenbogen stark ausgebildete Haarbüschel." Mazak (1970 a) gibt ferner Beschreibungen und Abbildungen von 6 in den Museen von Leiden, Brüssel und Paris vorhandenen männlichen Berberlöwen.

Eigene Befunde:

Zusätzlich zu den bereits von Mazak (1970) beschriebenen ♂♂ aus Leiden und Paris konnten ein ♂ und ein ♀ aus der „Berberei" im Museum Zürich (Nr. 10 123 und 10 122) studiert werden. Wie bereits Mazak (l. c.) feststellt, zeichnen sich sämtliche dieser Berberlöwen durch eine außerordentlich lange und dichte Körperbehaarung aus. Ausnahmslos lassen sie sich der Mähnenentwicklungsreihe II anordnen, wobei eine besonders breite Hinterarmmähne und eine allgemeine Verstärkung des Haarwuchses an der Hinterseite der Vorderbeine unterhalb der Ellbogenbüschel hervorzuheben sind. Die Mähnenentwicklung bei jüngeren Berberlöwen läßt sich an drei wohl im 2. Lebensjahr getöteten (cf. Mazak 1970 a), montierten Exemplaren im Museum Paris verfolgen. Diese Tiere besitzen insgesamt sehr langes und dichtes Fell, wobei die Haare bei einem Individuum aus Tunesien am Unterhals, um den Ellbogen herum und im hinteren Teil des Bauches noch stärker verlängert sind. Das zweite Stück (aus Algerien) trägt

ebenfalls in Körperfarbe stark verlängerte Hals- und Bauchbehaarung, das dritte hat eine bereits bis zur Schulter reichende schwache Halsmähne und eine schwache, aber den ganzen Bauch bedeckende Bauchmähne, die als Haarverlängerung ohne deutliche Grenze aus der Flankenbehaarung hervorgeht; ebenfalls ist eine hier dem sonstigen Körperfell gegenüber kaum verdunkelte Haarverlängerung in der Hinterarmregion feststellbar. Im Vergleich zu Berber-Mischlingstieren dieses gleichen Mähnenentwicklungstyps (Tafel VIII) ist bei den originalen Berberlöwen teilweise zu beobachten, daß die einzelnen Mähnenbezirke, besonders Bauchmähne, Hinterarmmähne und Ellbogenbüschel, nicht scharf von der übrigen, kurzen Körperbehaarung abgesetzt sind, sondern in mehr kontinuierlichem Übergang zum außerordentlich dichten und langen Fell stehen. Hier wäre vielleicht an einen Unterschied von Sommerfell und Winterfell zu denken. Ähnlich dichtes Haar mit leichter Verlängerung am Hals, caudal am Bauch und an der Hinterseite der Vorderbeine ist auch bei einem Berberlöwen-♀ im Museum Zürich zu finden (Tafel VII, Fig. 2). Die Veränderung des Gesamteindrucks von Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II bei allgemeiner Haarverlängerung verdeutlicht ein Vergleich von Tafel II mit Tafel IX.

Griechenland und Kleinasien:

Eigene Befunde:

Das Erscheinungsbild der noch in historischer Zeit in diesen Gebieten lebenden Löwen konnte wie das der altägyptischen Löwen vom Verfasser aus Kunstdarstellungen verschiedener Epochen erschlossen werden (Hemmer 1966 b und 1967 a, Abb. 1). Für Griechenland und das westliche Kleinasien ließen sich vier verschiedene Typen der Mähnenform herausarbeiten, nämlich 1) Mähne bis zu Schulter und Oberarm reichend, diese nicht bedeckend, sondern davor gerade endigend; 2) Mähne vor dem Oberarm wie bei 1) endigend, aber auf dem Rücken zwischen den Schultern nach hinten spitz ausgezogen und dort erst hinter den Schultern auslaufend; 3) Mähne die Schulter überdeckend, hinter ihr bogig über dem Rücken auf gleicher Höhe wie bei 2) endigend, Oberarm ziemlich mähnenfrei, Halsmähne davor endigend; 4) Mähne wie bei 3) die Schulter überdeckend, aber hinter dem Oberarm noch als kleiner Zipfel nach unten ausgezogen. Häufiger scheinen Löwen mit der Mähnengestalt 1—3 vorgekommen zu sein, während solche der Form 4 anscheinend seltener waren. Diese Mähnenformen entsprechen sehr gut verschiedenen Stufen (oder Zwischenstadien) der Mähnenentwicklungsreihe I (vgl. Abb. 1 und Tafel I). Nur in geringer Zahl scheinen im fraglichen Gebiet auch Löwen mit Bauchmähne (Reihe II) vorgekommen zu sein. Bei 2 der untersuchten Kunstdarstellungen griechischer Löwen ist auf der ganzen Hinterseite der Vorderbeine verlängerte Behaarung angedeutet, wie sie oben für Löwen mit allgemein längerem und dichterem Fell beschrieben wurde.

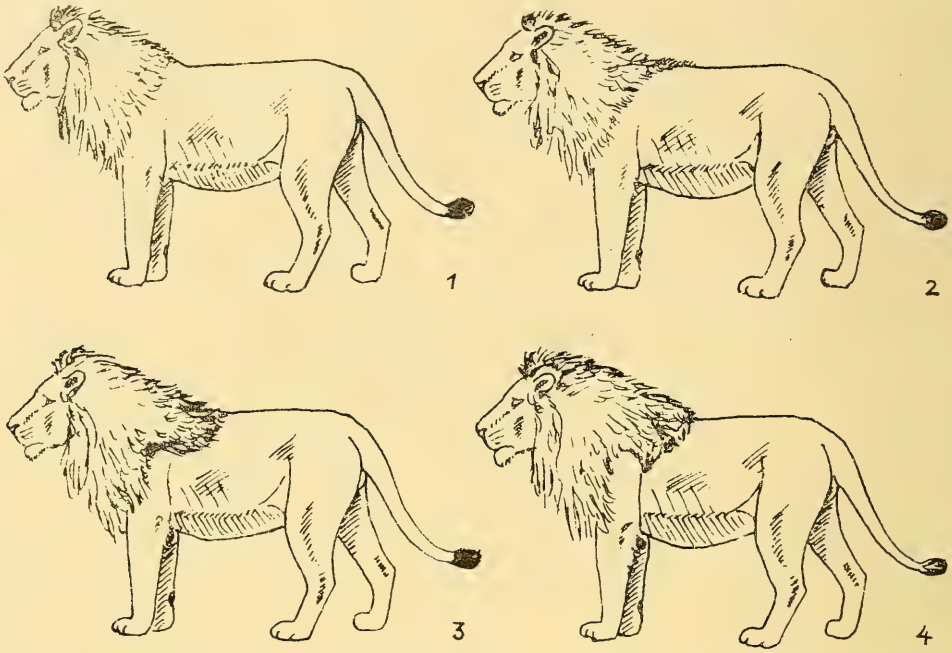


Abb. 1: Rekonstruktion der Hauptmähnentypen der Löwen des alten Griechenlands nach verschiedenen Kunstdarstellungen (aus Hemmer 1966 b).

Vorderasien:

Literatur:

Nach Wagner (1841) sollen die Löwen um den persischen Golf mähnenlos sein, nach Fitzinger (1868) haben die persischen Löwen weniger umfangreiche Mähnen als die Berberlöwen, eine Bauchmähne und lange Ellbogenbüschel. Nach Pocock (1930) sind die mesopotamischen Löwen typischerweise bemähnt, mähnenlose wurden aus Bussorah (Basra) gemeldet. Ein aus Bussorah als Geschenk für König Georg IV. nach England gebrachter Löwe, den Jardine (1834) in einer Zeichnung abbildet (welche Pocock [1930] als Vorlage für eine seiner Abbildungen diente), trägt jedoch eine starke Mähne, relativ breite Hinterarmmähne und durchgehende Bauchmähne. Pocock (1930) beschreibt ein Fell mit schwacher Mähne, starken Ellbogenbüscheln und anstelle einer Bauchmähne einigen langen Haaren caudal gegen die Flanken zu. Jaekel (1927) nimmt nach Anschauung einer sumerischen Löwenbronce und anderen stark stilisierten Darstellungen die Existenz eines Löwen mit auf dem Rücken voll durchgehender Mähne für Griechenland, Kleinasien und Mesopotamien an. Die von Jaekel benutzten Stücke erscheinen jedoch zu einer derartigen Feststellung völlig ungeeignet, da sie in keiner Weise naturalistisch sind (auch nicht einfach stilisiert: abgebildetes „bestes“ Stück hat Hängeohren und Stierbeine). Brass (1911) sagt: „Die dunkelbraune, mit einzelnen

schwarzen Haaren untermischte Mähne besteht aus straffen, glatten Haaren, reicht aber nicht weit über die Schulter rückwärts und auch nicht tief auf die Brust. Auch der Unterleib ist mit einer langen Mähne versehen."

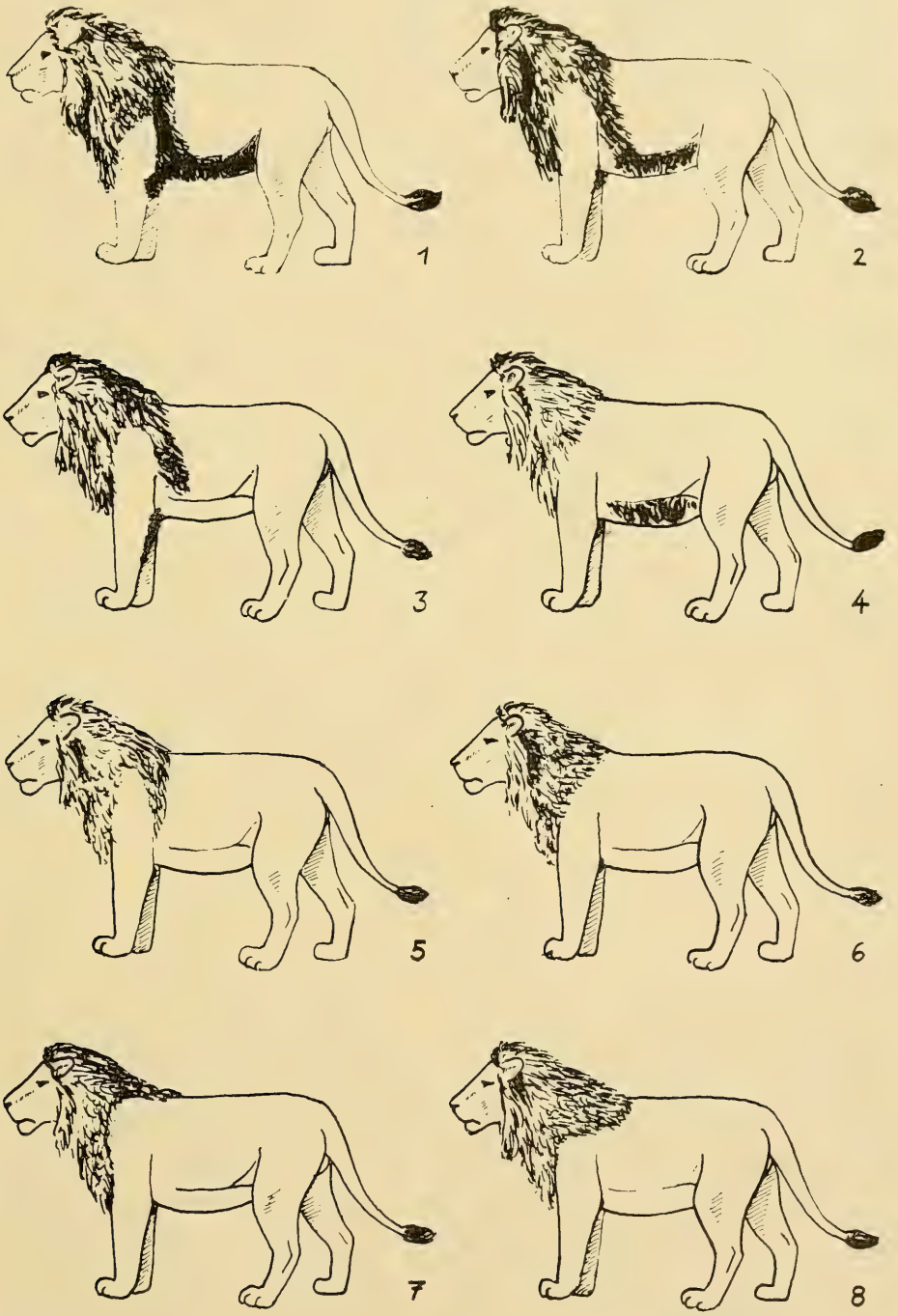


Abb. 2: Rekonstruktion der Mähnentypen klein- und vorderasiatischer Löwen nach verschiedenen Kunstdarstellungen (aus H e m m e r 1967 a).

Eigene Befunde:

Wie für die Löwen des alten Griechenlands und Kleinasiens, so wurde auch versucht, aus Kunstdarstellungen verschiedener Kulturen und Epochen das Aussehen der Löwen Vorderasiens zu rekonstruieren (Hemmer 1967 a; Abb. 2). Dabei ließ sich ein wechselndes Vorkommen der beiden verschiedenen Mähnenentwicklungsreihen mit anscheinend folgender Verbreitung erkennen: als Kerngebiet des zur Reihe II gehörigen Typs erscheint das kurdische Bergland und das nördliche Mesopotamien. Das Hauptvorkommen des der Mähnenentwicklungsreihe I entsprechenden Typs liegt in Griechenland und Kleinasien. In den Zwischenzonen und in der südlichen Randzone der Verbreitung von Mähnen der Formreihe II scheinen sowohl beide Formen nebeneinander, als auch mit Übergangstypen vorgekommen zu sein. Ein Fell eines mesopotamischen Löwen im Museum Wien besitzt eine über die Schultern ausgreifende Mähne, wobei der Oberarm im oberen Teil ebenfalls Mähnenansatzfläche ist. Zwischen Hals-, Schulter- und Hinterarmmähne ist keine Trennung festzustellen; die Hinterarmmähne läuft nach hinten im Bogen in die Bauchmähne über. Diese erscheint weniger deutlich unten an den Flanken von der Flankenbehaarung abgesetzt wie bei Kaplöwen, sondern vielmehr als einfach stark verlängerte Bauchbehaarung, wie ähnlich bereits für Berberlöwen beschrieben. Zu diesem Umstand trägt die Farbe der Bauchmähne bei, die hier nicht wie bei den voll erwachsenen afrikanischen Bauchmähnenlöwen dunkler als die Fellfarbe, sondern hell, weißlichgrau ist. Die Bauchmähne dieses Tieres entspricht damit dem Bild, das wir uns von einer ganz ursprünglichen Bauchmähne einer Pantherkatze im Sinne übernormal starker Verlängerung der Bauchbehaarung machen können. Die Gesamtgestalt jenes Exemplars stimmt hinsichtlich der Mähne mit den aus den alten Kunstdarstellungen erschlossenen Formen gut überein und belegt die Mähnenentwicklungsreihe II.

Indien:

Literatur:

Die Beschreibung der Unterart *Panthera leo goojratensis* durch Smee (1833 und 1835) bezieht sich auf ein junges Tier, dessen Mähne noch nicht voll entwickelt war. Die Neubeschreibung des betreffenden Felles durch Pocock (1930) zeigt folgende Mähnenform: Mähne sehr schwach, Schultern vollkommen unbemähnt, Ellbogenbüschel gut entwickelt, als oberer Abschluß einer Haarbüschelreihe am Hinterrand des Vorderbeines: „a very similar fringe extended along the belly and spread up to the front of the thigh, the back of which was also fringed. The fringes on the belly and the front of the thigh were not, however, sharply differentiated from the flanks, ..., but blended imperceptibly with the hairs of the flanks which, it may be inferred, were tolerably long“ (Pocock l. c., S. 653). Pocock führt

einige weitere Felle indischer Löwen an, so einen zuletzt im Zoo lebenden Löwen von Hurriana, der starke Mähne, Hinterarmmähne und Bauchmähne besitzt, einen Löwen ohne Bauchmähne und mit schwachen Ellbogenbüscheln, ein Jungtier mit erst beginnender Mähnenentwicklung, sowie zwei Individuen mit starker Halsmähne, aber nur angedeuteter Bauchmähne in Form einiger langer Haare. Bei einem weiteren Exemplar weist Pocock besonders auf die verlängerte Behaarung an der Hinterseite der Vorderbeine bis hoch zu den Ellbogenbüscheln hin. Er stellt als Unterscheidungsmerkmal der asiatischen gegenüber afrikanischen Löwen besonders folgende Kennzeichen der ersteren heraus: Die Ellbogenbüschel sind relativ zur Mähnenstärke ziemlich groß und gehen unten in die verlängerte Behaarung der Rückseite der Vorderbeine über; eine Bauchmähne oder wenigstens Ansätze dazu fehlen möglicherweise nur bei jüngeren Tieren mit geringerer Mähnenentwicklung; wo Ansätze zu einer Bauchmähne vorhanden sind, sind sie nicht scharf von den längeren Haaren am unteren Teil der Flanke abgesetzt; die Schwanzquaste ist relativ stark entwickelt. Die Felldichte und -länge scheint normalerweise größer als bei afrikanischen Löwen und jahreszeitlichen Änderungen unterworfen zu sein. Gee (1964) vergleicht aus eigener Anschauung lebender Tiere ebenfalls indische und afrikanische Löwen und stellt fest: „Indian lions have larger tail tassels, more prominent elbow tufts and belly fringes" (S. 84). Aus seinen Abbildungen geht der Besitz einer Bauchmähne allerdings nicht klar hervor; die Halsmähne dieser Löwen reicht bis zu den Oberarmen und ist nur zwischen den Schultern auf dem Widerrist ein Stück nach hinten verlängert. Fenton (1909) sagt: „I have noticed that in the Indian animal the mane does not extend so far under the body as it does in the African." Ullrich (1962) bildet einen indischen Löwen mit etwas stärkerer Schultermähne ab, ein ähnliches Tier ohne Bauchmähne auch Antonius (1939).

Eigene Befunde:

Ein adultes indisches Löwen-♂ im Museum Wiesbaden ist praktisch mähnenlos; außer einem Backenbart sind die Haare im Halsbereich nur wenig verlängert (Tafel X, Fig. 1). Dagegen ist ein gut ausgebildetes Ellbogenbüschel vorhanden. Ein Gudscharad-Löwe im Museum Zürich (Tafel X, Fig. 2) besitzt bei insgesamt relativ kurzem Fell eine nicht besonders starke Halsmähne, die in einem Streifen bis hinter die Schulter reicht, dunklen Hinterarmmähnenansatz, große Ellbogenbüschel, caudalen Bauchmähnenansatz und sehr lange Schwanzquaste. Die in der Literatur für indische Löwen beschriebenen oder abgebildeten Mähnenformen kommen wie diejenigen der vom Verfasser gesehenen Exemplare der Mähnenentwicklungsreihe II zumindest sehr nahe, wobei einerseits an eine dieser gegenüber erst etwas später im Verlauf des Mähnenwachstums einsetzende Bildung von Bauchmähne und Hinterarmmähne, andererseits an eine jahreszeitlich bedingte oder durch das Klima des Herkunftsgebietes beeinflußte Variation der Felldichte zu denken wäre. Bei kurzem Fell erscheinen Hinterarmmähne, Ellbogenbüschel und Bauchmähne, soweit bei allgemein verstärkter

Mähnenbildung vorhanden, schwächer, aus weniger Haaren gebildet und schärfer von der umgebenden Behaarung abgesetzt (z. B. Tafel X, Fig. 2), bei langem (Winter-)Fell dichter und stärker, mit mehr kontinuierlichem Übergang zu den benachbarten Fellbereichen, wie es in entsprechender Weise für Berberlöwen und einen mesopotamischen Löwen (vgl. oben) gefunden und für die Mähnenentwicklungsreihe II auf Tafel IX im Vergleich zu Tafel II dargestellt wurde.

Zusammenfassende Übersicht über die Mähnengestalt im Gesamtverbreitungsgebiet:

Wie die Besprechung der Mähnenformen in den einzelnen Teilen des rezenten Verbreitungsgebietes des Löwen zeigt, existiert ein großer Komplex der Mähnenreihe I, der fast das gesamte afrikanische Verbreitungsgebiet und nach Norden ausgreifend Kleinasien und Südosteuropa umfaßt. Die individuelle Variabilität bezüglich der innerhalb dieser Entwicklungsreihe jeweils erreichten Stufe ist in den meisten Gebieten sehr groß und reicht im Extrem von mähnenlos bis sehr stark bemähnt. In diesem Großraum erscheint die Mähne als Merkmal zur systematischen Trennung verschiedener Unterarten unbrauchbar. Löwen mit Mähnen der Entwicklungsreihe II fanden sich in Afrika im Nordwesten (Atlasgebiet) und im äußersten Süden (Kapland) und treten ferner anscheinend vereinzelt besonders im weiteren Umkreis des abessinischen Berglandes (Sudan, Ostafrika?) auf. Die vorder- und südasiatischen Löwen sind in der Hauptsache ebenfalls dieser Reihe II anzuschließen.

Für diese disjunkte Verbreitung jenes Typs (Reihe II) sind zwei verschiedene Erklärungen denkbar, nämlich 1) mehrfache, lokale und parallele Entstehung aus dem dann als ursprünglich zu wertenden Typ der Reihe I, und 2) ursprünglicher Populationszusammenhang. Unter der 2. Annahme muß die Mähnenentwicklungsreihe II als die primäre Form erscheinen, die bei der Ausbreitung der dann sekundär entstandenen Entwicklungsreihe I in die Randgebiete des afrikanischen Kontinents zurückgedrängt wurde und sich dort nur in teilweiser Isolation erhalten konnte. In den Zwischengebieten überlebte sie höchstens lokal und in geringer Häufigkeit. Da es sich bei den meisten Gebieten, in denen rezent noch Mähnen der Reihe II vorkamen, um solche in kühleren Klimazonen, Hochländern oder Gebirgslandschaften handelte, kann damit gerechnet werden, daß auch ökologische Gründe eine gewisse Rolle bei der Entstehung dieser disjunkten Verbreitung der Bauchmähnenlöwen spielten, unabhängig davon, welche der beiden oben dargelegten Alternativen die zutreffende ist. Die speziellen klimatischen Verhältnisse mögen dort Bauchmähnenlöwen gegenüber solchen ohne Bauchmähne begünstigt bzw. nicht selektiv benachteiligt haben. Im Vergleich mit anderen Pantherkatzen wäre dies verständlich, da bei der allgemeinen Verlängerung des Haarkleides bei Formen aus Zonen gemäßig-

ten Klimas oder aus Hochgebirgslandschaften gegenüber ihren Verwandten aus wärmeren Zonen die Bauchbehaarung besonders stark betroffen ist. So maß der Verfasser bei tropischen Leoparden *(Panthera pardus)* Haarlängen von 1—2 cm, dagegen z. B. bei einem persischen Leoparden eine Rückenhaarlänge von etwa 2,5 cm, aber eine Länge der caudalen Bauchbehaarung von gegen 6 cm, bei einem Leoparden aus dem Himalaya eine Rückenhaarlänge von 1,5—2 cm, eine Bauchhaarlänge (ebenfalls caudal) von 5—6 cm, bei Amurleoparden eine Rückenhaarlänge von 3,5—4 cm, eine Bauchhaarlänge von 5 cm, beim Irbis *(Uncia uncia)* Rückenhaarlängen von 3—3,5 cm, Bauchhaarlängen von 6—10 cm. Tatsächlich ist eine solche allgemeine Bauchhaarverlängerung auch bei den Bauchmähnenlöwen der kühleren Zonen Nordafrikas und Asiens zumindest saisonal zu beobachten, welche die Dichte der Bauchmähne verstärkt. So beträgt bei einer Berberlöwin im Museum Zürich (Tafel VII, Fig. 2) die Länge der Bauchbehaarung caudal bis zu 7 cm und der Behaarung hinten am Vorderbein bis zu 4 cm. In Entsprechung zu dieser normalen Haarverstärkung mag eine aus einem allgemein dichten Fell hervorgehende Bauchmähne unter kühleren Klimabedingungen den normalen Wärmeaustausch des Körpers mit der Umgebung in weit geringerem Maße beeinflussen als unter tropischen Bedingungen, womit sie in letzterem Falle negativen Selektionswert haben könnte.

3.2.2 Fellfärbung

Die Färbung des Löwenfelles erscheint, wie es besonders Hollister (1917 und 1918) an der fortschreitenden Verdunklung der Fellfarbe bei jedem Haarwechsel von wild gefangenen Massailöwen unter anderen Klimaverhältnissen im Zoo zeigen konnte, starker Modifikabilität unterworfen zu sein. Diese Farbänderung entspricht nach Hollister (1918) gerade dem Farbunterschied, der zwischen den gewöhnlich mehr fahl graugelben Löwen aus der Umgebung von Nairobi (woher die Zootiere stammen) und den meist dunkleren, mehr ockergelben Löwen Ugandas (mit feuchterem Klima) besteht. Gleichsinnige Farbänderung war an zwei Löwinnen aus Nordkenia zu beobachten. Diese beiden Tiere kamen in den Zoo Rotterdam, während ihre Wurfschwester in der natürlichen Umgebung aufwuchs (Löwin „Elsa“ / Adamson 1960 und 1962). Nach Beurteilung von deren Fellfärbung an Hand verschiedener Farbphotos (Adamson 1962) ist die Farbe der in Europa lebenden ♀♀ dunkler und rötlicher.

Für etwa die gleiche Lokalität, aus der Hollisters Massailöwen stammen, gilt aber auch die Feststellung Guggisbergs (1960), daß im Nairobi-Nationalpark Löwen mit fahlgelbem, graugelbem und rötlichgelbem Fell nebeneinander vorkommen und die Fellfarbe große Variabilität besitzt.

Fellfärbung in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Verhältnismäßig dunkel, bräunlichgelb, graulich-sandbraun (Fitzinger 1868, Mazak & Husson 1960, Weigel 1961, Mazak 1968, durch eigene Anschauung bestätigt).

Transvaal:

Rötlichgelb; hell ockerfarben; fahl gelbbraun (Roberts 1929 und 1951, Weigel 1961, Mazak 1968 b).

Kalahari:

Hell, fahl (Roberts 1948, Eloff 1973).

Südwestafrika:

Hell, fahl (Roberts 1951); ein ♂ im Zoo Rotterdam dunkler bräunlichgelb.

Okavango-Gebiet und Rhodesien:

Fahl gelblich-grau, sandfarben; variierend von fahlem Gelb bis zu dunklem Rötlichgelb (Roberts 1951, Selous 1908, eigene Untersuchung von Fellen aus dem Okavango- und Sambesigebiet in den Museen Frankfurt/M. und Leiden).

Angola, südliches Kongogebiet:

Gelblich-grau, sandfarben; variierend von Gelbtönen zu dunklerem Bräunlichgrau; graufahlgelb (Roberts 1951, Jobaert 1954 b, Mazak 1968).

Tanzania, Kenia:

Im östlichen Entwässerungsgebiet des Victoriasees mehr rötliche, weniger graue Färbungen als in den anschließenden ostafrikanischen Gebieten; Unterseite im ersteren Gebiet kremweiß, im letzteren fahl graurötlichgelb (Allen 1924). Im Nairobi-Park stark variierend, fahlgelb, graugelb und rötlichbraun (Guggisberg 1960). Massailöwen fahl graugelb oder licht rötlichgelb (Hollister 1918, eigene Anschauung mehrerer Felle und montierter Exemplare). Im Kilimandjaro-Gebiet gelblichbraun bis sandfarben-grau (Lönnberg 1910).

Abessinien:

Fahl gelbbraun oder heller bis dunkler rötlichbraun (Rosen 1953, von Wolff 1955); variierend von gelblich, bräunlich bis graulich (von Wolff, schriftl. Mitt.). Sog. abessinische Löwen aus Zoos und Zirkusunternehmen (Felle in den Museen München und Wien) gelbbraun, z. T. ziemlich dunkel.

Somaliland:

Sehr hell und fahl; gelbgrau bis bräunlichgelb; fahl graulich-gelbbraun bis graugelb-sandfarben (Noack 1891, Zukowsky 1964, Beobachtung eines lebenden Tieres im Zoo Osnabrück und eines montierten Exemplars im Museum Wien).

Sudan:

Hell fahlgelb (Guggisberg 1960).

Uganda:

Intensiver ockergelb-lohfarben, dunkler als Massailöwen (Hollister 1918, Allen 1924); 4 Tiere vom Edwardsee im Museum Bern fahler graulich-gelb, etwa Massailöwen entsprechend.

Nordöstliches Kongogebiet:

Fahl rötlichgelb bis kremfarben rötlichgelb; hell bis tief ockerfarben (Allen 1924, Weigel 1961).

Zentralafrika, Tschadgebiet, Kamerun:

Fahl ockerfarben (Malbrant 1952) in Zentralafrika, in Kamerun verschieden intensiv rötlichgelb, fahl mit mehr Grauton bis zu stärkerer Gelbtönung (Jeannin 1936, eigene Anschauung) bzw. fahl ockerfarben (Matschie 1900 a).

Westafrika:

Senegallöwen lebhaft rötlichgelb; licht, fahlgelb bis rötlichgelb; rötlichbraun bis hell, fahl rötlichgelb (Fitzinger 1868, Matschie 1900 a, Weigel 1961, Mazak 1968 b, Felle in den Museen Frankfurt und Wien). Aus dem Hinterland von Togo ein hellbraunes Fell (Matschie 1900 b); in Togo intensiv rötlichgelb bis hell, fahl rötlichgelbgrau (Felle im Museum München). Am Südrand der Sahara hell fahlgelb (Guggisberg 1960).

Atlasländer:

Fahlbraun (Wagner 1841), lebhaft rötlichgelb, seltener gelblichfahlbraun (Fitzinger 1968), gelbgrau bis ockerfarben (Weigel 1961), dunkel graugelbbraun (Guggisberg 1960, Mazak 1968), graulich gelbbraun bis dunkel rötlichgelbbraun (eigene Anschauung). Etwas dunkler und grauer als bei anderen afrikanischen Löwen mit Ausnahme des Kaplöwen (cf. Mazak 1970 a).

Vorderasien:

Fahl rötlichgelb-graulich, beinahe isabellfarben (Fitzinger 1868), fahl isabellfarben (Pocock 1930), ziemlich dunkel, schmutzig graugelb

oder graurötlichbraun (Mazak 1968), hell rötlichgelbbraun, Unterseite fahler mit Grauton (Fell im Museum Wien).

Indien:

Färbungsvariationsbreite ähnlich groß wie bei ostafrikanischen Löwen, fahl gelbgrau, isabellfarben bis dunkler ockergelb (Pocock 1930); graulich isabellgelb oder isabellgelbbraun (Mazak 1968); entsprechende Färbung bei einem montierten Exemplar im Museum Wiesbaden, aber rötlich ockerfarben bei einem Exemplar im Museum Zürich.

Als Gesamtergebnis ist im Vergleich mit der Jahresniederschlagsverteilung (nach Dierke-Weltatlas) in den verschiedenen Gebieten festzustellen, daß sich die hellen, fahlen, mehr gelbgrauen Färbungen in Landschaften mit relativ geringer Niederschlagsmenge (unter 1000 mm jährlich) finden, die hellsten und fahlsten in extremen Trockengebieten wie der Kalahari, dem Somaliland oder dem Südrand der Sahara. In Gebieten mit 1000 bis 2000 mm Niederschlag ist die Fellfarbe in der Regel dunkler, intensiver rötlichgelb. Die dunkelsten Färbungen finden sich, hier ohne wesentliche Änderung der Niederschlagsverhältnisse, im Kapland und den Atlasländern, weisen also auch auf eine mögliche Temperaturabhängigkeit hin.

Diese Klimaabhängigkeit in Entsprechung zur Glogerschen Regel zeigt sich nicht nur großräumig, sondern schon in verhältnismäßig kleinen, benachbarten Gebieten, wie in Ostafrika die Farbintensivierung von den trockenen Hochsteppen zu dem feuchteren Einzugsgebiet des Viktoriasees und Ugandas belegt (Allen 1924). Andererseits ist die Variationsbreite der Färbung innerhalb der Populationen aller Gebiete sehr groß und läßt außer der jeweiligen Grundfarbrichtung ziemlich alle Farbtypen nebeneinander vorkommen.

Infolge ihrer klimaabhängigen Modifikabilität erscheint die Fellfarbe als systematisches Kriterium zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen einzelner Populationen oder Populationsgruppen beim Löwen ungeeignet. Bei der Beschreibung solcher Populationen ist bei Vorherrschen einer Färbungsrichtung, wie meist der Fall, diese wohl als Regelfall zu vermerken, als Bestimmungsmerkmal jedoch nur sehr vorsichtig zu handhaben, unter Berücksichtigung großer Fehlermöglichkeiten; zur Bestimmung von in Zoologischen Gärten unter geänderten Klimaverhältnissen gehaltener Löwen erscheint sie unbrauchbar.

3.1.1.2.3 Mähnenfärbung

Zur Frage nach der Dunkelfärbung der Mähne vieler Löwen stellt Mazak (1964 b) fest, daß die schwarze Mähnenfarbe nicht vor der physischen und sexuellen Reife des Individuums erscheine, die Mähne in jedem Fall am Beginn ihres Wachstums hell (körperfarben) sei und erst viel später in

der Farbe verdunkelt werden könne, wenn sie schon relativ stark entwikkelt sei.

Für die Halsmähne ist dies sicher zutreffend; hinzuzufügen wäre allerdings, daß die Dunkelfärbung in den anderen von Haarverlängerungen betroffenen Regionen unabhängig und verschieden früh, bereits vor stärkerer Entwicklung der Halsmähne, auftreten kann. Als Beispiel sei der auf Tafel VIII (Fig. 1—4) dargestellte Löwe angeführt, der als jugendliches Tier im Alter von knapp 2 Jahren, als seine Halsmähne schon angelegt, aber noch schwächer entwickelt war, bereits dunkle Hinterarmmähne und dunklen Bauchmähnenansatz trug, während die Halsmähne hell war. Im Alter von knapp $3^1/_2$ Jahren war die Mähne dieses Individuums voll und stark entwickelt, aber noch kaum nachgedunkelt. Dunkel waren zu diesem Zeitpunkt nach wie vor nur die Stellen, die es auch beim zweijährigen Tier schon waren, zu dieser frühen Zeit aber im Gesamteindruck viel stärker auffielen, da die übrige Mähne noch weniger stark entwickelt und ohne Zusammenhang mit jenen Stellen war.

Die Verteilung von dunklen und hellen Mähnenbezirken erscheint cranio-caudal abgestuft, indem Mähnenbezirke um so eher dunkel werden, je weiter hinten am Körper sie liegen. Beim obigen Beispiel sind es alle isolierten Mähnenregionen vom Oberarm an rückwärts, die dunkel angelegt werden; nach vollem Wachstum der Hals- und Schultermähne sind es ebenfalls deren caudalen Abschnitte, die am dunkelsten sind. Die Schwanzquaste als caudalste Haarverlängerung am Löwenkörper ist auch bei ♀♀ oder ganz hellmähnigen ♂♂ normalerweise viel dunkler als die Körpergrundfarbe.

Gleicherweise schreitet bei Löwen, die im Laufe des Alterns dunkle Mähne bekommen, die Verdunklung in der Regel von hinten nach vorne fort. Zunächst werden die ventralen Bereiche, die Schultermähne und die Bezirke hinter dem Arm dunkel, dann auch die Dorsalseite der Halsmähne, während die vorderen Teile der Halsmähne länger hell bleiben und der Backenbart ganz vorne als Gesichtsumrahmung die helle Farbe behält, wie es von Mazak (1970 b) für Kaplöwen als kennzeichnend beschrieben wird, aber auch bei anderen schwarzmähnigen Löwen zu beobachten ist.

Die Schwarzfärbung der Mähne kann, entgegen der Auffassung Guggisbergs (1960), die der Verfasser früher in gewissenem Maße für eventuell möglich hielt (Hemmer 1962), kaum als ein Schritt in melanistische Richtung angesehen werden, wie es Mazak (1964 b) betont. Sie scheint vielmehr mit der Ausfärbung der Fellzeichnung parallel zu gehen. Wie nämlich die Betrachtung der Junglöwenzeichnung, von Bastarden des Löwen mit Leopard oder Tiger und von flavistischen Leoparden lehrt (Hemmer 1968), ist die Pigmentierung der Zeichnungselemente an den Distalabschnitten von Schwanz und Extremitäten und in der Bauchregion am stärksten und bleibt dort während der Ontogenese des Löwen am längsten erhalten, etwa an den Stellen also, wo eine Schwärzung von Haarverlängerungen zuerst einzutreten pflegt (Schwanzquaste, Bauchmähne).

Die Frage nach der Ursache der Schwarzfärbung der Mähne an sich ist damit natürlich nicht berührt. Möglicherweise besteht ein gewisser Zu-

sammenhang mit der Haarverlängerung selbst, da auch bei systematisch sehr fern stehenden Gruppen ganz ähnliches zu beobachten ist. So bemerkt Ekman (1964): „eine gewisse Neigung zum Schwarzen ist bei den Wildschafen wenigstens für die kleine Vorderhalsmähne nicht zu leugnen" und führt daneben einen Felltyp des Gotlandschafes mit schwarzer Mähne auf dem Vorderkörper an.

Bei Fitzinger (1868) war die Mähnenfarbe noch in die Diskussion und Diagnose der Löwenunterarten einbezogen, später fand nur noch das fast alleinige Auftreten von dunkler oder heller Mähne bei den Löwen eines Gebietes als Kriterium zur Unterartenabtrennung Verwendung, so von Roberts (1948) bei der Beschreibung von *Panthera leo vernayi* aus der Kalahari. Mazak (1964 b) hält es für sehr wahrscheinlich, daß Schwarzmähnigkeit ein Charakteristikum des Kaplöwen gewesen sei, und beschreibt die ziemlich scharfe Abgrenzung der Gelbfärbung des den Kopf umrahmenden vorderen Mähnenabschnitts gegen die Schwarzfärbung des Hauptteiles der Mähne als für diese Form typisch (Mazak 1970 b). Von anderen Teilen des Verbreitungsgebietes wird dagegen sehr große Variabilität in der Mähnenfarbe berichtet, wie schon von Selous (1908) für Südrhodesien. Es bleibt daher anhand der Verbreitung zu kontrollieren, ob einseitige Häufigkeit von Dunkel- oder Hellfärbung der Mähne als Unterartkriterium verwertbar erscheint oder ähnlich wie die Fellfärbung Zusammenhänge mit dem Klima vermuten läßt, wie es Roberts (1935) für die Kalahari-Gebiete annimmt: „The colour is precisely what we find in all other mammals over the same ground, an elimination of black in the dry Kalahari and an increase of black in the neighbourhood of the swamp area".

Mähnenfarbe in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Mazak (1970 b) stellt als für die meisten Kaplöwen kennzeichnend die ziemlich scharfe Farbgrenze zwischen dem gelblichen vorderen, den Kopf umrahmenden Mähnenteil (Backenbart) und dem hinteren, sehr dunklen bis schwarzen Hauptteil der Mähne heraus. Abweichungen (relativ helle Mähne bzw. allmählicher Übergang zum dunklen hinteren Abschnitt der Mähne) hiervon treten bei dem Pariser und dem Stuttgarter Exemplar auf, die Mazak im ersteren Fall teilweise mit der noch ziemlich geringen Altersstufe, im letzteren mit der Vermutung einer Herkunft aus dem Randbereich der Verbreitung in der Mischzone mit Transvaal-Löwen zu erklären sucht.

Transvaal:

Mähne der Kruger-Park-Löwen nach Roberts (1929 und 1951) „above warm buff to light ochraceous, with a large admixture of dark brown to black hairs, most plentiful dorsally and down the front of the shoulders;

below, on the side of the neck and round the ears, uniform light ochraceous; a tuft of long hairs on the elbows pale buffy or whitish, with a large admixture of dark brown." Nach Photos von Swanepoel (1962) dunkle Mähne, heller Backenbart. Nach Wells (1933) auch helle Mähnen vorkommend.

Kalahari:

„The mane yellow, seldom with black hairs interspaced" (Roberts 1948). In feuchteren Gegenden im Norden öfters schwarzmähnige Löwen (Roberts 1948). Nach Eloff (1973) schwarzmähnige Exemplare Seite an Seite mit hell bemähnten vorkommend.

Südwestafrika:

Nach Zukowsky (1924) schwarze Mähne; desgl. dunkle Mähne auf den Photos von Heck (1955) aus dem Etoscha-Gebiet. Dagegen nach Roberts (1948, 1951) in der Etoscha-Pfanne und im Kaokoveld gelbe Mähnen. Ein südwestafrikanischer Löwe im Zoo Rotterdam besitzt eine schwarze Mähne mit hellem Backenbart (Tafel III, Fig. 1), ein solcher im Zoo Stuttgart eine besonders nach hinten zu wenig verdunkelte Mähne.

Okavango-Gebiet:

Gegenüber der Kalahari Zunahme des Schwarz in der Mähne (Roberts 1935, 1951). Ein im Museum Frankfurt/M. befindliches Fell hat eine sehr schwache Mähne, die kaum dunkler als die Körperfarbe ist.

Rhodesien und Mozambique:

Alle Übergänge von heller zu schwarzer Mähne vorkommend (Selous 1908, Roberts 1948, Carr 1962).

Angola, südliches Kongogebiet:

Nach Lönnberg (zit. n. Roberts 1951): „short crest over the withers blackish with buffish hairs on the sides; the mane of the neck pale buff, posteriorly blackish". Nach einer Abbildung von Schouteden (1945) aus Südost-Katanga dunkle Mähne mit heller Gesichtsumrahmung. Nach Jobaert (1954) in Südkasai u. a. braune Mähne vorkommend. Nach Weigel (1961) dunkle, rotgelb und schwarz gemischte Mähne. Mazak (1968): „Halsmähne licht, fahlgelb bis fahlbraun, bloß oben und in der Nähe der Halsbasis dunkler gefärbt, mit schwarzen Haaren untermengt. Ellenbogen-Haarbüschel bräunlich bis graubraun."

Tanzania, Kenia:

Nach Hollister (1918) Mähnenfarbe normalerweise hell, manchmal aber bis schwarz. Guggisberg (1960) weist auf die große Variationsbreite der Mähnenfarbe im Nairobi-Nationalpark hin, die von Gelb über Rötlichbraun zu Schwarz reicht. Eigene Untersuchung mehrerer Felle und montierter Exemplare bestätigt diese Variabilität ebenfalls. Tendenz zur

Schwärzung besonders im hinteren Bereich der Mähne. Der möglicherweise aus Ostafrika stammende Löwe der Mähnenentwicklungsreihe II im Wiener Museum (Tafel IV, Fig. 2) vertritt in der Mähnenfärbung den Kaplöwentyp mit hellem Backenbart und schwärzlicher Mähne.

Somaliland:

Große Variation von hellen zu dunklen Mähnen (Selous 1908, Hoyos, zit. n. Guggisberg 1960, Zukowsky 1964). Vom Verfasser selbst gesehene Somalilöwen haben folgende Mähnenfarben: Bei dem Exemplar des Museums Wien (Tafel V, Fig. 1) fahl graugelb, bei einem lebenden Tier im Zoo Osnabrück (Tafel V, Fig. 2) Halsmähne im vorderen Teil hell, im hinteren Abschnitt bis dunkelbraun mit Schwarzanteilen.

Abessinien:

Nach von Wolff (schriftl. Mitt.) Mähnen blond bis schwärzlich. Die dem Verfasser bekannten Felle des „Abessiniertyps" (vgl. Kap. 3.2.1) tragen dunkle, aus hellen und schwarzen Haaren gemischte Mähnen mit heller Vorderpartie und sehr dunklem hinteren Abschluß.

Sudan:

Bernatzik (1942) erlegte am Dinder einen Löwen mit dunkler und einen mit rötlicher Mähne. Der von Berggren (1963) abgebildete Bauchmähnenlöwe hat nach seinem Farbphoto rötliche Halsmähne, aber dunkle, braune Bauchmähne. Die Halsmähne eines farblich stark ausgeblichenen Exemplars im Museum Paris dürfte ursprünglich hinten ziemlich dunkel gewesen sein.

Ägypten:

Nach dem Vergleich von Darstellungen altägyptischer Löwen durch den Verfasser (Hemmer 1963) helle und dunkle Mähnen vorkommend.

Nordöstliches Kongogebiet:

Nach Frechkop (1943) zwei Extremtypen mit allen Übergängen dazwischen: „couleur fauve comme le restant du pelage et constituée de crins jaunes auxquels sont mélés des crins noirâtres beaucoup moins nombreux que les premiers" und „composée de crins jaunes, marron et noirs."

Kamerun:

Ein Fell im Museum Wien hat eine besonders im hinteren Abschnitt dunkle Mähne.

Westafrika:

Nach Meyer (1826) Halsmähne gleichfarbig wie der Körper, desgl. nach Fitzinger (1868) Mähne einfarbig rötlichgelb. Mazak (1968)

sagt: „Mähne ebenso gefärbt wie der Körper, nur manchmal mit bräunlichen Haaren untermengt, die aber ihre Färbung nicht ausdrucksvoll verdunkeln." Im Gegensatz zu diesen Beschreibungen trägt ein Fell eines Senegallöwen im Museum Wien eine ziemlich dunkle, aus schwarzen und hellen Haaren gemischte Mähne mit hellem Backenbart.

Atlasländer:

Fitzinger (1868): „Kopf- und Halsmähne sind fahlgelb und mit rostschwarzen Haaren gemengt, die insbesonders an den Seiten des hinteren Teiles der Mähne reichlicher vorhanden sind, daher dieselbe in schwarzen und fahlen Flechten herabfällt. Von derselben aus Schwarz und Fahlgelb gemischten Farbe sind auch die Bauchmähne, die Haarbüschel an den Ellenbogen und den Schenkeln, und die Schwanzquaste." Entsprechend lautet die Beschreibung von Wagner (1841). Mazak (1968): „Kopf- und Halsmähne fahlgelb bis graubraun, nach hinten dunkler. Bauchmähne mattdunkelbraun bis fahlgelb durchsetzt. Haarbüschel am Ellenbogen auch dunkelbraun und fahlgelb durchsetzt." Die Mähne der Berberlöwen ist zwar dunkel, aber nicht schwarz (Mazak 1970 a). Von den bekannten Exemplaren erscheint die mächtig entwickelte Mähne des Züricher Löwen (Tafel VII, Fig. 1) am dunkelsten. Sie ist am Hals körperfarben und wird nach hinten zu durch stärkeren Anteil dunkler Haare bräunlich-schwarz; auf dem Oberkopf beginnt die Dunkelfärbung bereits in der Stirnmitte. Die Jungtiere im Museum Paris haben etwa körperfarbene Mähnenansätze. Die mit einer allgemeinen Fellverlängerung einhergehende längere Bauchbehaarung ist hell.

Vorderasien:

Nach Fitzinger (1868) ist die Mähne des persischen Löwen dunkel, aus braunen und schwarzen Haaren gemischt und daher von der hellen Körperfarbe scharf abgegrenzt, nach Pocock (1930) ist sie hingegen ziemlich hell. So zeigt auch eine von Jardine (1834) publizierte farbige Zeichnung bräunliche Mähnenfarbe. Ein Fell eines mesopotamischen Löwen im Museum Wien hat helle, körperfarbene, nur auf der Schulter dunklere Mähne.

Indien:

Nach Fenton (1909) kommen in Indien schwarzmähnige Löwen ziemlich selten vor. Ebenso gibt Pocock (1930) an, daß indische Löwen meist hell bemähnt sind, doch auch dunkle Mähnen vorkommen. Vernay (1930) sagt: „The blackmaned lion has never been seen in India, the mane there being tawny, running to a very light yellow". Ein von Antonius (1939) publiziertes Photo zeigt einen Löwen mit dunkler Mähne. Photos bei Ullrich (1962) und Gee (1964) stellen Löwen mit körperfarbenen oder nur wenig dunkleren Mähnen dar. Ein indischer Löwe im Museum Zürich hat eine überwiegend körperfarbene Halsmähne, die dorsal vom Oberkopf

her und allgemein nach hinten zu dunkler wird. Hinterarmmähnenansatz, Bauchmähnenansatz und Ellbogenbüschel sind dunkel.

Als Ergebnis ist festzuhalten, daß in den meisten Teilen des Verbreitungsgebietes die Variationsbreite der Mähnenfärbung sehr groß ist und helle und dunkle Mähnen vorkommen. Starkes Überwiegen heller Mähnen scheint nur in ausgesprochenen Trockengebieten vorzuliegen. Um eine eventuelle Abstufung der Häufigkeit dunkler Mähnen parallel den Niederschlags- und Temperaturverhältnissen ähnlich wie für die Fellfärbung zu erkennen, ist das Material aus den einzelnen Landschaften zu gering. Nur für einen Ausschnitt des Verbreitungsgebietes sah Roberts (1951) eine derartige Abhängigkeit: „the black develops in response to prevailing climatic conditions". Eine gewisse Modifikabilität der Mähnenfarbe zeigt sich weiterhin darin, daß bei Zoolöwen unter den Bedingungen gemäßigten Klimas die Mähnen in der Regel dunkler werden (Zukowsky 1964).

Ein diagnostischer Wert dürfte der Mähnenfärbung nur bei Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II zukommen, wo sie nach den Befunden Mazaks (1970 a und b) beim Kaplöwen in der Regel eine gute Abgrenzung zwischen der gelben Gesichtsumrahmung und der sonst braunschwarzen Mähne zeigt, beim Berberlöwen aber nicht bis zum Schwarz geht und von vorne nach hinten graduelle Farbintensivierung aufweist. Die Löwen der übrigen afrikanischen Landschaften besitzen überwiegend Mähnen mit gradueller Farbvertiefung; vereinzelt ist der Färbungstyp des Kaplöwen besonders im südlichen Afrika zu finden.

3.2.4 Fellzeichnung

Während die Fellzeichnung beim Leoparden eines der wichtigsten Kriterien zur Unterartentrennung darstellt, wurde sie beim Löwen bisher noch kaum in gleicher Richtung auszuwerten versucht. Lediglich Gee (1964) macht die Aussage, indische Löwen hätten als Jungtiere weniger Flecken als afrikanische. Dieser Mangel liegt wohl allein darin begründet, daß die Fleckung beim Löwen gewöhnlich sehr früh in der Jugend verblaßt und später meist nur noch schwer oder überhaupt nicht mehr sichtbar ist, also einen Vergleich anhand der normalerweise gesammelten Felle adulter Individuen nicht zuläßt. Felle sehr junger Löwen aus freier Wildbahn bzw. mit genauer Herkunftsbezeichnung sind aber in den Museen nur selten zu finden. Ein Versuch zum Vergleich der Fleckung von Löwen verschiedener Gebiete muß so vorerst auf die Auswertung von Freiland-Photos beschränkt bleiben, die Junglöwen zeigen, nach dem in den zoologischen Gärten bedauerlicherweise Löwen meistens nicht nach Herkunftsgebieten getrennt rein gezüchtet werden.

Dadurch ist nur der ost- bis südafrikanische Raum mit wenigen Vergleichsmöglichkeiten zu erfassen (Photos für Kenia: Adamson 1960 und 1961, Denis 1964, Guggisberg 1960; Nordost- und Ostkongo: Schouteden 1945; Nordrhodesien: Carr 1962; Transvaal (mit Kru-

ger-Park): Wells 1933, Yates 1935, Swanepoel 1962). Es ergeben sich keine deutlichen Unterschiede in der Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten der Junglöwenzeichnung in diesen Gebieten. Ein Zusammentreten von Rosettenflecken zu Querketten findet sich meist nur in geringem Umfang und scheint im Gesamtgebiet gleichsinnig zu variieren. Als Abweichung weisen die großen Flankenrosetten nach einem Photo von Yates (1935) aus dem Kruger-Park z. T. einen schwachen Innenfleck auf. Gleiches zeigt in Andeutung ein Photo von Wells (1933, S. 49) aus Transvaal. Ob diese Bildung aber in jener Population die Regel ist, entzieht sich vorläufig der Kenntnis. Für Ostafrika (Kenia) zeigen unter vielen verglichenen Photos ebenfalls einige (Adamson 1961, Denis 1964) Innenflecken in manchen Rosetten.

Um was es sich bei den von Heuvelmans (1955) beschriebenen kleinen gefleckten Löwen *(„Leo maculatus")* aus den Hochgebirgsregionen Ostafrikas handelt, ist ohne Originalmaterial kaum zu entscheiden. Ein von diesem Autor reproduziertes Photo des Felles eines ♂ zeigt relativ große Rosetten mit einigen Innenflecken, die bei diesem wohl ziemlich erwachsenen Tier besser ausgeprägt sind als bei den meisten Junglöwen, aber doch offenbar auch fahle, nicht dunkelbraune bis schwarze Färbung aufweisen. Die Halsmähne dieses Individuums ist nur schwach entwickelt. Der Musterungstyp könnte trotz der auffälligen Großfleckigkeit an den ostafrikanischer Löwen angeschlossen werden, da wir mit ähnlich großer Variabilität der Fellzeichnung innerhalb einer Population rechnen müssen, wie sie beim Leoparden zu beobachten ist. Zur Erklärung der auch für einen jüngeren Löwen ungewöhnlich starken Ausprägung der Fleckung, der nach Heuvelmans' Beschreibung relativ geringen Größe der Tiere und der schwachen Mähnenbildung kann immerhin auch die Möglichkeit einer Freiland-Bastardierung von Löwe und Leopard nicht absolut von der Hand gewiesen werden.

Das gefleckte Jugendkleid erhält sich nach Guggisberg (1960) bei ostafrikanischen Löwen sehr lange; gleiches gibt Malbrant (1952) für zentralafrikanische Löwen an. Auch bei den Löwen des alten Ägypten scheint dies der Fall gewesen zu sein, wie es der Verfasser nach dem Studium von Löwendarstellungen erschließen konnte (Hemmer 1963). Dort blieben anscheinend auch die Überaugenflecken aus der Stirnzeichnung ziemlich deutlich erhalten. Dieses Merkmal ist aber bei den Löwen anderer Gebiete ebenfalls zu finden, auch in Indien, wie Photos bei Gee (1964) erkennen lassen.

Zum Vergleich der Musterungselemente äußerst wichtig wäre die Kenntnis der Jugendzeichnung von Kap- und Berberlöwen; für diese beiden Formen scheinen aber weder genaue Angaben noch gute Abbildungen sicher rein gezüchteter Individuen zu existieren. So lassen sich zur Zeit nach Merkmalen der Fellzeichnung keine systematischen Gruppierungen vornehmen. Ob die Geesche Feststellung geringerer Fleckenzahl bei indischen Löwen insgesamt zutrifft, konnte mangels Originalmaterial nicht nachgeprüft werden.

3.2.5 Körperproportionen

Für den Kaplöwen betonen Wagner (1841) und Fitzinger (1868), daß sein Kopf breiter sei als derjenige des Berberlöwen („Bulldog head" bei Smith 1858/zit. n. Mazak & Husson 1960). Genau gegensätzlich stellt Severtzow (1858) den Berberlöwen und die asiatischen Löwen als „Lion à grosse tête" den zentral- und südafrikanischen als „Lion à petite tête" gegenüber. Über den Löwen der Nilländer sagt Severtzow: „Le lion du Nil se range entre ceux de l'Atlas et du Darfour; c'est un lion à grosse tête, celui de Darfour à petite tête. Cependant c'est à ce dernier que le lion du Nil se rattache par des individus intermédiaires, et non à celui de l'Atlas, à grosse tête comme lui." Beim Vergleich indische/afrikanische Löwen meint Gee (1964): „Indian maned lions seemed to be longer in the head from ear to tip of nose."

Objektive Feststellungen zur relativen Größe des Kopfes gegenüber dem Körper sind deshalb mit Schwierigkeiten verbunden, weil nur selten genaue Maße der Kopfrumpflänge frisch erlegter Löwen zusammen mit den Schädelmaßen der gleichen Individuen publiziert wurden. Als Grundlage für die Erfassung der Körper-Kopf-Proportionen bieten sich daher nur die von Hollister (1918) und Allen (1924) veröffentlichten Serien ostafrikanischer Löwen an. Die Bestimmung der Diagonalgeraden organischer Korrelation für die beiden Maße Kopfrumpflänge und Condylobasallänge führt zum Ergebnis, daß beim Vergleich adulter Löwen bei steigender Körpergröße der Kopf nahezu isometrisch wächst. Die gefundene Abhängigkeit erscheint für die Arten des Subgenus *Panthera* allgemein gültig und unterscheidet dieses vom Subgenus *Tigris* (Hemmer, im Druck).

Die unmittelbare Gegenüberstellung der beiden montierten Berberlöwen mit dem Kaplöwen des Museums Leiden (Photos ersterer bei Mazak 1970, des letzteren bei Mazak & Husson 1960 und Mazak 1964a) demonstriert einen gegenüber den Berberlöwen auffallend schweren und breiten Kopf des Kaplöwen. Da die Schädel aller dieser Exemplare nicht zugänglich sind, ist eine Objektivierung dieser Beobachtung nicht möglich. Bei diesen außerordentlich schlecht ausgestopften Individuen ist es auch durchaus nicht sicher, ob in jedem Fall überhaupt Originalschädel einmontiert wurden. Der Kopf des Berberlöwen im Museum Zürich erscheint gerade im Gegensatz dazu relativ sehr groß und breit.

Zur Prüfung der Breitenverhältnisse des Kopfes wurde die Relation Kopfbreite/Kopflänge anhand der Schädelmaße Jochbogenbreite und Condylobasallänge für eine Serie ostafrikanischer Löwen (Museum München) bestimmt. Die Hypothese der Isometrie ist für die Beziehung dieser Maße nicht verwerfbar (im doppelt-logarithmischen System als Allometriegerade berechnet: $a = 1{,}08 \pm 0{,}08$), das Verhältnis Jochbogenbreite/Condylobasallänge kann damit als auf jeder Größenstufe gleich angesehen werden, was die Bestimmung von Indizes rechtfertigt. Die 6 bislang aus dem Kapland bekannt gewordenen Schädel (Museum London und Stockholm

[n. Mazak 1970 b], Leiden und Basel; subfossiler Schädel aus der Karroo [Lundholm 1952]) haben einen mittleren Längenbreitenindex (M ± s) von 73 ± 2 (m = ± 0,5). Im Vergleich hierzu errechnet sich für 28 ostafrikanische Löwenschädel der Zoologischen Staatssammlung München ein Mittelwert von 72,5 ± 2,5 (m = ± 0,5) (Indizes jeweils auf 0,5 gerundet); zwei von Mazak (1970 a) publizierte Berberlöwenschädel besitzen Indizes von 73 und 73,5. Ein signifikanter Unterschied bezüglich der relativen Kopfbreite ist damit zwischen ostafrikanischen Löwen, Kaplöwen und Berberlöwen nicht feststellbar; von einer besonderen Breite des Kaplöwenkopfes kann keine Rede sein (für die Löwen aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes vgl. Kap. 3.2.7).

Im Hinblick auf die Körperhöhe der verschiedenen Formen sagt Neumann (1900) für den Massailöwen, er sei „langbeiniger und demnach höher als andere Löwenarten". Smith (zit. n. Mazak 1960) gibt für den Kaplöwen an: „in general proportions lower than in other lions". Es wäre demnach zu erwarten, daß gerade jene beiden Formen Extreme in bezug auf die relative Beinlänge und Schulterhöhe wären, falls ein solcher Unterschied tatsächlich besteht und nicht, wie bereits Mazak (1970 b) vermutet, durch eine verschieden starke Mähne und insbesonders durch Fehlen oder Vorhandensein einer Bauchmähne nur vorgetäuscht wurde.

Um dazu eine Vergleichsbasis zu erhalten, wurden die von Hollister (1918) und Allen (1924) für 21 ostafrikanische Löwen angegebenen Kopfrumpflängen und Hinterfußlängen in Beziehung gesetzt. Auch für diese beiden Maße ergeben sich beim Löwen annähernd isometrische Verhältnisse (vgl. Hemmer, im Druck), die es erlauben, einen Hinterfußlängenindex zu bestimmen, für den sich ein Mittelwert (± s) von 21 ± 1 ergibt. Die Indexberechnung nach den an 5 Stopfpräparaten genommenen Werten der Kaplöwen (nach Mazak 1964 a; KR über Kurven, Hinterfußlänge als Mittel beider Seiten) führt zu einem mittleren Wert von 22 ± 1,5 und zeigt, daß die Relation von Körper- und Hinterfußlänge bei dieser Form im gleichen Bereich wie bei den ostafrikanischen Löwen liegt, keinesfalls zu geringeren Hinterfußmaßen verschoben ist. Die größere Streuung der Kaplöwen-Werte erklärt sich wohl einfach daraus, daß genaue Maße an den montierten Fellen nicht mehr zu nehmen sind, was bezüglich der Hinterfußlänge in der bis zu 10 % ihrer Gesamtlänge betragenden Differenz der Werte des rechten und linken Hinterfußes eines Individuums klar zum Ausdruck kommt (vgl. die von Mazak l. c. publizierten Maße; bezüglich der zu groß ausfallenden Körperlänge vgl. unten). Jedenfalls erweist es sich mit diesem Befund, daß in Wirklichkeit kein Unterschied in der relativen Beinlänge zwischen ostafrikanischen Löwen und Kaplöwen bestanden haben dürfte. Wenn der von Guggisberg (1960) zitierten Angabe der Größe einer in der Kapkolonie erlegten Löwin mit einer Gesamtlänge (KR + S) von 268 cm und einer Widerristhöhe von 112 cm Vertrauen zu schenken ist, hätte es sich bei diesem Tier wohl sogar um ein extrem hochbeiniges Individuum gehandelt, nachdem bei 19 von Meinertzhagen

(1938) in Kenia gemessenen Löwen auch bei größerer Körperlänge die Schulterhöhe nicht über 107 cm hinausgeht.

Nach Noack (1891) sollen Somalilöwen einen auffallend längeren Schwanz als andere Formen haben. Diese Langschwänzigkeit wird später wieder von Zukowsky (1964) betont, der aber auch aus dem südlichen Somaliland eine Subspezies mit gegensätzlichem Schwanzcharakter beschreibt: „Der Schwanz ist im Gegensatz zu *P. l. somaliensis* auffallend kurz, denn er erreicht bei normaler Haltung des Tieres mit der Spitze nicht den Boden" *(P. leo webbiensis)*. Die relative Schwanzlänge steht damit als weiteres zu prüfendes Körperbaumerkmal zur Diskussion.

Bei 19 ostafrikanischen Löwen (Werte nach Hollister 1918 abzüglich der Maße an einem gegerbten Fell, sowie nach Allen 1924) verhält sich die Schwanzlänge nahezu isometrisch zur Kopfrumpflänge (Allometrieexponent der Reduzierten Hauptachse 1,06 ± 0,21, r = 0,68) und gestattet wiederum eine Indexberechnung. Der Schwanzlängenindex beträgt für diese Serie (M ± s) 56 ± 4,5 (m = ± 1). Die Variabilität ist sehr groß; der Standardabweichung der Indexwerte zufolge liegt die Standardabweichung der Schwanzlänge bei kleineren Löwen mit einer Körperlänge von 150 cm bei ± 7 cm, bei größeren Löwen mit einer Körperlänge von 180 cm bei ± 8 cm. Da die Schulterhöhe und die Schwanzlänge beim Löwen im gleichen Größenbereich liegen, die Schulterhöhe aber bei zunehmender Größe infolge leicht positiver Allometrie (Hemmer, im Druck) auch relativ etwas größer wird, so ist es verständlich, daß bei der genannten Schwanzlängenvariation besonders im Bereich der unteren Größenklassen öfter Individuen auftreten werden, deren Schwanz auffällig länger ist als die Höhe im Widerrist, wie es bei den kleinen Somalilöwen der Fall sein soll.

Bei der großen Streuung der Werte dürfte auch eine noch stärker abweichende relative Schwanzlänge bei einzelnen Exemplaren kaum als nicht zur gleichen Form gehörig zu sichern sein. Die von Lönnberg (1912) für einen zu *P. leo somaliensis* gerechneten Löwen mitgeteilte Körperlänge von 180 cm und Schwanzlänge von 82 cm spräche in bezug auf die Maße der von Hollister und Allen publizierten ostafrikanischen Löwen mit einem Indexwert von 45,5 sogar für einen außergewöhnlich kurzen Schwanz. Beim Vergleich solcher Meßwerte muß jedoch stets berücksichtigt werden, ob es sich um Messungen an frischtoten Tieren oder an gegerbten Fellen bzw. montierten Exemplaren handelt. Den beträchtlichen Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen veranschaulicht die Indexbestimmung für eine ausgewählte Museumsmaterial-Sammelserie aus allen afrikanischen Verbreitungsgebieten (Nordafrika: 3, Westafrika: 3, Zentralafrika: 3, Ostafrika: 1, „Abessinien": 1, Südafrika: 2, Kapland: 1), die einen Mittelwert von 48,5 erbringt. Nimmt man an, daß diese Veränderung hauptsächlich zu Lasten der Körperlänge geht, so wurde diese bei der Präparation des Felles zwischen 10 und 15 % länger, als sie tatsächlich ursprünglich betrug. Eine solche Korrektur wird also bei der Beurteilung von anhand gegerbter Felle gemachten Größenangaben in Betracht zu ziehen sein.

Nach Gee (1956 und 1964) sollen indische Löwen stämmiger, schwerer

gebaut sein als afrikanische. Zukowsky (1964) zieht den Körperbau als trennendes Merkmal zwischen den beiden Somaliformen *P. leo somaliensis* und *P. leo webbiensis* heran, wobei erstere leicht gebaut sein soll, letztere aber schwer und gedrungen. Eine Objektivierung dieses Sachverhaltes ist nur schwer möglich. Als Maß dafür kommen die Relationen von Kopf-rumpflänge bzw. von Widerristhöhe und Körpergewicht in Betracht. Letztere zeigt bei einer Serie von Löwen aus Kenia (Werte nach Meinertzhagen 1938) besonders im unteren Abschnitt der Schulterhöhenvariation sehr große Variabilität. Die Korrelation zwischen beiden Maßen (berechnet unter Zugrundelegung der $\sqrt[3]{}$ des Gewichtes, um besserer Vergleichbarkeit des in der 3. Potenz steigenden Gewichtes mit einem Längenmaß zu bekommen) ist zwar absolut mit 0,53 noch recht deutlich, aber geringer als die Korrelationen zwischen verschiedenen Längenmaßen (Körperlänge bzw. Gesamtlänge, Widerristhöhe, Schwanzlänge, Hinterfußlänge, Condylobasallänge des Schädels). So treten in einer Population nebeneinander gegenüber dem Durchschnittswert sowohl ausgesprochen leicht als auch ausgesprochen schwer gebaute Tiere auf. Meinertzhagen (l. c.) maß in Kenia Löwen von 86 cm Widerristhöhe mit 122 kg, 158 kg und 181 kg Gewicht, was einer Variation von 41 % des mittleren Gewichtes auf dieser Größenstufe entspricht. Eine Trennung der mit den Kenialöwen wohl in Populationszusammenhang stehenden Somalilöwen in verschiedene Unterarten dürfte nach diesem Merkmal kaum möglich sein. Für indische Löwen liegen entsprechende Messungen offenbar noch nicht vor, so daß ein statistischer Vergleich mit den ostafrikanischen Tieren nicht durchführbar ist.

3.2.6 Absolute Größe

Noch in jüngsten Arbeiten zur Systematik des Löwen spielt die Größe bei der Kennzeichnung von Unterarten eine wichtige Rolle (z. B. Zukowsky 1964, Mazak 1968). Ein Vergleich der Körpergröße von Löwen aus verschiedenen Populationen baut am besten nicht auf der Körperlänge auf, da hierfür nur wenig an frisch toten Tieren mit einiger Verläßlichkeit genommene Maße existieren, Messungen an gegerbten Fellen aber gewöhnlich zu hohe Werte liefern (vgl. oben). Weitaus geeigneter erscheint ein Längenmaß am Schädel, wie die Basallänge, die Condylobasallänge oder die größte Länge, da zwischen der Körperlänge und der Condylobasallänge mit $r = 0{,}92$ eine sehr hohe Korrelation besteht (Cbl = 0,176 KR, Hemmer, im Druck). Auch zwischen diesen Schädelmaßen selbst (Condylobasallänge und größte Länge) existiert mit sehr enger Korrelation ($r = 0{,}98$ bis 0,99) ein praktisch isometrischer Zusammenhang ($a = 1{,}04 \pm 0{,}04$ bzw. 0,05 bei *P. leo massaica* bzw. *nyanzae* nach Werten von Hollister 1918), so daß ohne weiteres von dem einen auf das andere geschlossen werden kann (GL = 1,11—1,15 Cbl [Ostafrika], GL = 1,13—1,15 Cbl [Südafrika außer Kapland], GL = 1,10 Cbl [Atlasgebiet, Indien], vgl. Kap. 3.2.7).

Variation der absoluten Größe in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Größte Schädellänge 271—394 mm (♂♂ und ♀♀), Condylobasallänge 274 bis 340 mm (Dawkins & Sanford 1868, Lundholm 1952, Mazak & Husson 1960, Mazak 1970 b, eigene Messungen).

Transvaal:

Größte Schädellänge 301,5—395 mm, Condylobasallänge 268—348 mm (Roberts 1951); vom Verfasser gemessene Schädel fallen in diesen Bereich. Ein Schädel von 419 mm Gesamtlänge stammt aus „Südostafrika" (Haltenorth & Trense 1956), also entweder ebenfalls aus dieser Region oder aber aus Rhodesien / Mozambique.

Kalahari, Okavango-Becken und Südwestafrika:

Schädel-Gesamtlänge 293—401 mm, Condylobasallänge 264—345 mm (Roberts 1951); vom Verfasser gemessene Schädel fallen in diesen Bereich.

Angola, südliches Kongogebiet:

Größte Schädellänge nach Roberts (1948 und 1951) 292—366 mm, nach Mazak (1968) 291—363 mm, Condylobasallänge nach Roberts (l. c.) 263—313 mm, nach den größten Gesamtlängenmaßen zu schließen wohl bis in den Bereich um 330 mm.

Rhodesien und Mozambique:

Ein vom Verfasser gemessener Schädel hat eine Condylobasallänge von 308 mm, die infolge Fehlens des Occiputs nicht erfaßbare größte Länge ist auf 340—350 mm zu schätzen; ein anderer Schädel hat eine Condylobasallänge von 335 mm und eine Gesamtlänge von ca. 370 mm. Eventuell gehört auch der von Haltenorth & Trense (1956) genannte Schädel von 419 mm Gesamtlänge hierher (vgl. oben, Transvaal).

Tanzania, Kenia, Uganda:

Größte Schädellänge 269—419 mm (Hollister 1918, Mazak 1968, Haltenorth & Trense 1956, eigene Messungen), Condylobasallänge 253—339,5 mm (Hollister 1918, Mazak 1970 b, eigene Messungen), nach der maximalen Gesamtlänge von 419 mm bis in den Bereich um 370 mm reichend.

Somaliland:

Hollister (1918) gibt die größte Schädellänge eines ♀ mit 289 mm an, Lönnberg (1912) rechnet ein Individuum mit einer größten Länge von 336 mm und einer Condylobasallänge von 308 mm zu *P. leo somaliensis*

Abessinien:

Die größte Schädellänge zweier von Hollister (1918) beschriebener, wohl beide aus dem südlichen Abessinien stammender Löwen beträgt 333 mm, ihre Condylobasallänge 295 bzw. 308 mm. Drei vom Verfasser untersuchte Schädel von Zoo- und Zirkuslöwen, deren Herkunft Abessinien sein soll, haben Condylobasallängen von 262 und 331 mm (♂♂) und 250 mm (♀). Die Gesamtlänge ist bei dem größten Schädel nicht mehr meßbar, dürfte aber um 370 mm betragen haben, bei den beiden anderen liegt sie bei 295 und 276 mm. Die Gesamtvariation läge demnach nach diesen wenigen Schädeln für die größte Länge zwischen 276 und ca. 370 mm, für die Condylobasallänge zwischen 250 und 331 mm.

Sudan:

Größte Länge 280—375 mm, Condylobasallänge 246—332 mm (Mazak 1970 b; eigene Messungen).

Nordöstliches Kongogebiet:

Größte Schädellänge 280—380 mm, Condylobasallänge 260—335 mm (Allen 1924).

Zentralafrika und Kamerun:

5 vom Verfasser gemessene Schädel variieren in der Größten Länge von 288—368 mm, in der Condylobasallänge von 258—328 mm.

Westafrika:

Mazak (1968) gibt für einen von ihm untersuchten Schädel eine Gesamtlänge von ca. 348 mm an; ein vom Verfasser gemessener Schädel hat eine größte Länge von 311 mm und eine Condylobasallänge von 286 mm, ein anderer eines noch nicht ausgewachsenen, 2jährigen ♂ hat eine größte Länge von 297 mm und eine Condylobasallänge von 276 mm. Aus der Angabe der Variation der Basallänge von 3 Schädeln (2♀♀, 1♂) nach Blainville (1843): 252—289 mm ist auf Condylobasallängen in der Größenordnung zwischen 270 und 310 mm und auf Gesamtlängen in der Größenordnung zwischen 290 und 340 mm zu schließen.

Atlasländer:

Mazak (1970 a) gibt die größte Schädellänge eines ♂ mit 338 mm, eines ♀ mit 308,5 mm an, die Condylobasallänge entsprechend mit 310 und 278 mm. Nach Blainville (1843) betragen die Basallängen zweier ♀♀ 245 und 254 mm, eines ♂ 282 mm. Daraus läßt sich wieder größenordnungsmäßig auf den Bereich von 260—300 mm für die Condylobasallänge und von 280—330 mm für die größte Länge schließen.

Vorderasien:

Größte Länge zweier persischer Löwenschädel im Museum Paris 328 mm und 286 mm, Condylobasallängen 295 mm und 260 mm.

Indien:

Basallänge von 31 Individuen zwischen 223 und 309 mm variierend (Todd 1965 und schriftl. Mitt.: bei dem von Todd als Condylobasallänge bezeichneten Maß handelt es sich in Wirklichkeit um die Basallänge), größte Länge danach wohl im Bereich zwischen 260 und 360 mm. Größte Länge nach Mazak (1968) 267—340,4 mm, bei den größten Schädeln indischer Löwen nach Haltenorth & Trense (1956) 333 und 345 mm.

Wie der Vergleich der Variationsbreiten lehrt, schließt die Variation der ostafrikanischen Löwen (Tanzania, Kenia, Uganda) mit Ausnahme je eines nur in der Condylobasallänge geringfügig kleineren Schädels aus Abessinien (?, vgl. oben) und dem Sudan die Variation sämtlicher anderer afrikanischer Löwen ein. Bei den indischen Löwen liegt das Minimum nur knapp unter demjenigen der afrikanischen, nach oben hin endet die Variationsbreite aber bei weit geringeren Werten als dem Maximum afrikanischer Löwen. Der Variationsbereich der indischen Löwen erscheint so insgesamt zu kleineren Werten hin verschoben.

Die Zusammenstellung von Häufigkeitsverteilungen für die größte Schädellänge südafrikanischer (Kapland, Transvaal, Kalahari, Okavango-Bek-

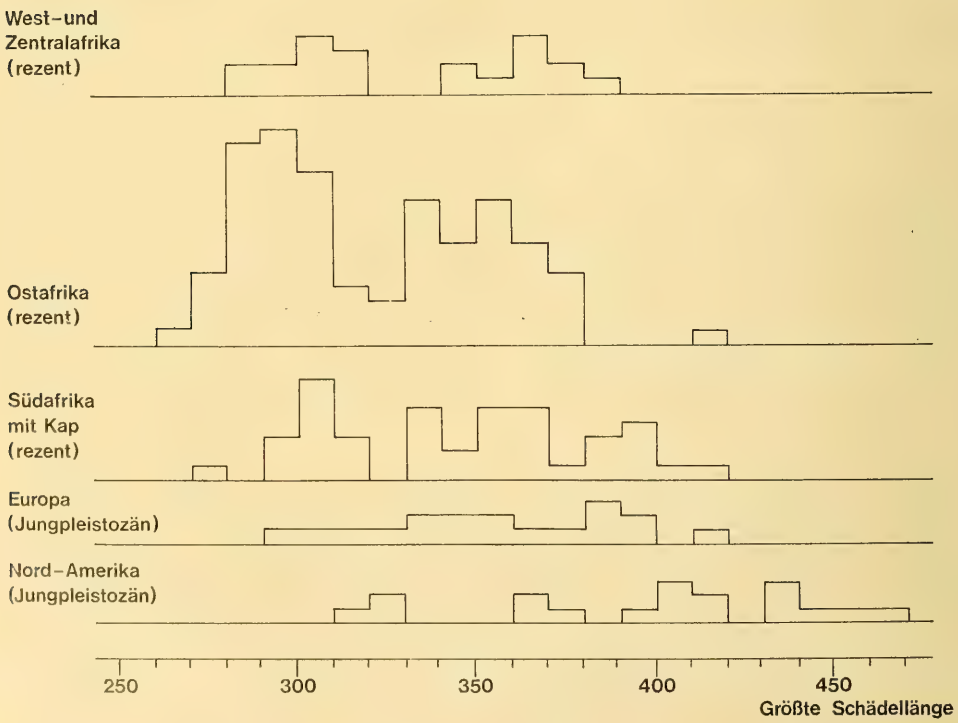


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung für die größte Schädellänge rezenter west- und zentralafrikanischer, ostafrikanischer, südafrikanischer und jungpleistozäner europäischer und nordamerikanischer Löwen.

ken und Südwestafrika), ostafrikanischer (Tanzania, Kenia, Uganda, Sudan) und west- und zentralafrikanischer Löwen nach den zitierten Literaturangaben und eigenen Untersuchungen läßt folgendes Ergebnis erkennen (Abb. 3): Die wenigen aus West- und Zentralafrika vorliegenden Schädel passen in die Verteilung derjenigen aus Ostafrika, die südafrikanischen haben hingegen bei ♂♂ und ♀♀ Doppelgipfel, deren erster noch im Größenbereich der west- und ostafrikanischen Löwen liegt, deren zweiter sich aber klar bei größeren Längen befindet. Wir haben hier offensichtlich ein Nebeneinandervorkommen zweier Größentypen in Südafrika vor uns. In der gesamten Variationsbreite gehen die südafrikanischen aber nicht über die ostafrikanischen Löwen hinaus. Wir müssen daher von Ost- bis Südafrika mit einer allmählichen Zunahme der durchschnittlichen Größe infolge zunehmender Häufung größerer Typen rechnen, ohne daß dabei die gesamte Variationsbreite — zumindest nach oben hin — wesentlich verschoben würde.

Die Kaplöwen dürften im Durchschnitt kaum größer als die Löwen der etwas nördlicheren südafrikanischen Gebiete gewesen sein. Die wenigen vorliegenden Schädellängen ordnen sich in deren Verteilung ein, die Körper- + Schwanzlängen (Museumsexemplare 258—306 cm / Mazak 1964a, ein in der Kapkolonie erlegtes ♀ 268 cm, ein ♂ 325 cm / Paterson und Pringle zit. n. Guggisberg 1960) entsprechen ebenfalls den aus Südafrika bekannt gewordenen Maßen (Durchschnitt von über 150 Individuen etwa 274 cm / Stevenson-Hamilton zit. n. Guggisberg, größte Länge von am Zambesi und in Mozambique erlegten Löwen 345 cm und 331 cm / Foa und Vasse zit. n. Guggisberg). Nach den Schädelmaßen der Kaplöwen (vgl. oben) ist auf Körper + Schwanzlängen von ca. 240 bis ca. 300 cm zu schließen, für die Löwen des übrigen Südafrika auf Längen von ca. 240 bis ca. 325 cm.

Daß die Löwen aus Nordangola und dem südlichen Kongogebiet relativ klein sein sollen, wie Mazak (1968) angibt, läßt sich aus den vorliegenden Maßen nicht bestätigen. Die Verteilung der Schädellängen ordnet sich vielmehr den Gipfeln der ostafrikanischen Löwen an. Auch unter den besonders klein beschriebenen Somalilöwen (Zukowsky 1964: Schulterhöhen von 73—85 cm) gab es offensichtlich außerordentlich große Individuen (KR + S 330 und 323 cm / Wolverton zit. n. Guggisberg). Für dieses Gebiet ist also höchstens von einer Häufung kleinerer Individuen zu sprechen, nicht aber unbedingt von einer unterart-typischen Kleinheit. Die Körper- + Schwanzlänge von Sudanlöwen soll bei ♀♀ zwischen 233 und 244 cm, bei ♂♂ 247—333 cm betragen (Meinertzhagen 1938 und Guggisberg 1960; Gesamtvariation nach der Condylobasallänge [vgl. oben] von ca. 240 bis ca. 330 cm).

Eine größenmäßige Unterscheidung der westafrikanischen von den ostafrikanischen Löwen, wie sie noch Mazak (1968) vornimmt, erscheint ebenfalls anhand des wenigen vorliegenden Materials kaum möglich, wie es aus der Verteilung der Schädellängen hervorgeht (vgl. oben, Abb. 3). Ma-

zak (l. c.) gibt als durchschnittliche Körper- + Schwanzlänge der ♂♂ 250 cm an, wobei offen bleibt, nach wieviel Individuen dieser Wert errechnet ist. Zwei Felle erwachsener ♂♂ im Museum Wien sprechen selbst unter Berücksichtigung eventuell starker Streckung bei der Präparation für größere Längen. Nach den wenigen Schädeln ist auf eine Variation von KR + S zwischen etwa 240 und 275 cm zu schließen.

Die Gesamtlänge der Berberlöwen variierte nach Brehm zwischen 235 und 280 cm, ein algerischer Löwe soll 325 cm gemessen haben (Pease zit. n. Guggisberg 1960); nach Mazak (1970 a) gibt Pease die Durchschnittslänge der ♂♂ mit etwa 250 cm an. Nach den Maßen zweier Schädel (Mazak 1970) sind KR + S-Längen bei einem ♀ von etwa 250 cm, bei einem ♂ von etwa 275 cm zu erwarten. Die Berberlöwen waren demnach nicht besonders groß, keinesfalls größer als ostafrikanische Löwen (cf. Mazak 1970 a), eher noch kleiner.

Pocock (1930) führt für indische Löwen Gesamtlängen von 244 bis 310 cm auf, Mazak (1968) solche von 260—290 cm für ♂♂, wobei die ♀♀ wesentlich kleiner sein sollen, womit das von Pocock (1935) gegebene Maß von 257 cm für eine Löwin allerdings nicht übereinstimmt. Die gegenüber den oft fraglichen Körperlängenmessungen zuverlässigeren Werte der Schädelmaße zeigen beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen indischer

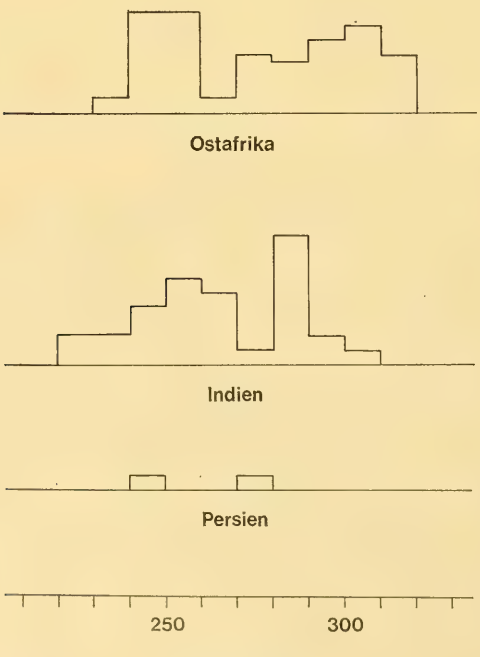


Abb. 4: Häufigkeitsverteilung für die Basallängen rezenter ostafrikanischer und indischer Löwen; zum Vergleich auch die Werte zweier Schädel persischer Löwen.

und ostafrikanischer Löwen (Abb. 4), daß der Sexualdimorphismus bezüglich der absoluten Größe bei den indischen Löwen geringer sein könnte als bei den afrikanischen, wobei wir allerdings bei den ostafrikanischen Löwen mit dem Vorhandensein zweier oder mehrerer Größentypen rechnen müssen (vgl. oben). Die Schädelmaße sprechen für KR + S-Längen von etwa 210—300 cm.

Daß die persischen Löwen gegenüber den indischen sehr klein gewesen sein sollen, wie es seit Fitzinger (1868) viele Autoren immer wieder übernehmen (so auch Mazak 1968), geht aus den wenigen vorhandenen Belegen nicht eindeutig hervor. Mazak (l. c.) schreibt selbst zur Körpergröße: „genaue Daten unbekannt". Die Maße der vom Verfasser studierten beiden Schädel des Pariser Museums lassen KR + S-Werte von etwa 230 und 260 cm erwarten, die sich also gut in die Reihe der indischen Löwen einordnen.

Insgesamt zeigt es sich, daß die absolute Größe in allen Populationen stark variiert und im Mittel bei den Löwen aus einem Großteil des Gesamtverbreitungsgebietes im gleichen Bereich liegt. Vom östlichen zum südlichen Afrika ist anscheinend durch eine Häufung von Individuen eines größeren Typs eine deutliche Zunahme der Durchschnittsgröße zu beobachten. Als Merkmal zur systematischen Unterteilung in verschiedene Unterarten erscheint die absolute Größe jedoch auch zwischen ost- und südafrikanischen Löwen nur wenig geeignet, da zwischen ihnen ein mehr gradueller Übergang, aber keine scharfe Grenze bezüglich der Häufigkeit der Größenklassen zu bestehen scheint.

3.2.7 Schädelmerkmale

Literatur:

De Blainville (1843) kann an ihm vorliegenden Löwenschädeln aus dem Atlasgebiet, aus Senegal, aus dem Kapland und aus Nubien keine für subspezifische Trennung ausreichenden Merkmale feststellen. Die nubische Form *(nubica)* trennt er aufgrund eines Zahnmerkmals (vgl. Kap. 3.2.8) ab.

Von Reichenau (1906) bezieht sich beim Vergleich mit fossilen Löwen auf den Unterrand des Unterkiefers und kommt zum Schluß, daß sich von hochkonvexen bis zu schwach konkaven Löwenunterkiefern alle Übergänge unter den Lokalrassen finden. In extremer Form soll der hochkonvexe Rand den Löwen des Kaplandes auszeichnen.

Lönnberg (1910) benutzt zur Diagnose seiner neuen Subspezies *sabakiensis* von der Nordseite des Kilimandjaro folgende Schädelmerkmale: 1. Entfernung zwischen den Laminae pterygoidea größer als Entfernung zwischen den Bullae, bei der verglichenen Subspezies *massaica* etwa gleich groß; 2. Foramen magnum relativ sehr hoch, bei *massaica* relativ niedrig. Der gleiche Autor vergleicht später (1912) den Schädel von *somaliensis* Noack mit einem Schädel des Kaplöwen und stellt starken Größenunter-

schied, verschiedene Entwicklung der Crista occipitalis und andere Besonderheiten fest, die nach seiner Beschreibung jedoch durchaus in die Variationsbreite einer Subspezies fallen.

Heller (1913) beschreibt Schädelunterschiede für den westafrikanischen Löwen und den ostafrikanischen *massaica*-Typ in Beziehung zu seinen beiden neuen Formen *roosevelti* und *nyanzae*. Drei Zootiere aus Abessinien und dem Sudan *(roosevelti)* sind durch große Schädelbreite und breite Fossa mesopterygoidea charakterisiert. Breite Schädel besitzen auch die westafrikanischen Löwen, während die ostafrikanischen schmalschädlig sind und schmälere Fossa mesopterygoidea haben. Der Schädel von *nyanzae* ist kleiner und noch schmäler als der von *massaica*.

Hollister (1918) sieht sich demgegenüber nicht in der Lage, irgendwelche konstanten und verläßlichen Unterschiede im Schädelbau von *massaica* und *nyanzae* zu finden. Gleicherweise kann *sabakiensis* Lönnberg bei Heranziehung größeren Materials nicht von *massaica* unterschieden werden. Hollister (1917 und 1918) kann bei der Untersuchung von *massaica*-Schädeln von Zootieren auffällige Änderungen gegenüber Wildlöwen gleicher Herkunft besonders in der Betonung der Breitenmaße und der Massivität feststellen (vgl. oben, Kap. 3.2.1). Sie entsprechen damit dem Formtyp von Hellers *roosevelti* und lassen dessen Unterscheidungsmerkmale hinfällig werden.

Allen (1924) gibt für seine Unterart *azandicus* aus Nordost-Kongo als Schädelmerkmale gegenüber *massaica* und *nyanzae* etwas größere absolute Maße und relativ etwas größere Breite an.

Pocock (1930) beschäftigt sich ausführlich mit der Schädelmorphologie des indischen Löwen. Anschließend an eine frühere Beobachtung Owens (1834) kommt er zu dem Schluß, daß diese Form durch eine Verdoppelung des Infraorbital-Foramens, die sich entweder einseitig oder beidseitig findet, gegenüber allen afrikanischen Löwen ausgezeichnet sei. Als weiteres trennendes Merkmal wertet er die bemerkenswert geringe Aufblähung der Bulla, die bei indischen Löwen niedriger als bei afrikanischen ist, bei denen sie in großem Maße variiert. Gewöhnlich stärker entwickelt als bei afrikanischen Löwen sind die Crista sagittalis und die nach vorn anschließenden postorbitalen Knochenkämme. Ein anderer Unterschied liegt in der Kürze der postorbitalen Einschnürung (Pocock 1935), wobei die Entfernung von den Processus postorbitales zur Fronto-Parietal-Sutur kürzer als bei afrikanischen Löwen sein soll.

Während nach Pocock Verdoppelung des Foramen infraorbitalis bei afrikanischen Löwen nie vorkommt, fand Haltenorth (1936) unter 124 afrikanischen Löwen in einem Fall eine solche Abweichung von der Norm. Auf die Verteilung in verschiedenen Populationen zu prüfen sein wird ein Merkmal, das Haltenorth als seltene Abänderung am Löwenschädel feststellt: „Die dorsale Kante des Proc. zygom. des Squamosum, die an ihrer Wurzel ein vorspringendes Dach über dem Oberrand des äußeren Gehörganges bildet, sog. Lin. temporalis s. tympanica, verstreicht in aboraler Richtung schnell und bildet keine weiterlaufende Crista. Der

von Allen abgebildete westafrikanische und zwei Blainvillesche *(Leo nubicus* und *Leo senegalensis)* Löwenschädel machen jedoch eine starke Ausnahme hiervon."

Roberts (1935, 1948, 1951) vergleicht die Schädelform südafrikanischer Löwen. Seine Kalahari-Subspezies *vernayi* ist „cranially shorter, but nearly as broad at the mastoids and quite as broad across the maxilla when measured from the outside of P^4" (gegenüber *krugeri* / Roberts 1948). Unter den Löwen des feuchten Gebietes nördlich der Kalahari findet er „some with skulls in males that are as long as or even slightly longer than in *krugeri,* but with the mastoid, zygomatic and maxilla breadths less, though interorbitally broader; in females the skulls are shorter than in *krugeri,* but almost as broad" (Roberts 1948). Später (Roberts 1951) beschreibt der gleiche Autor die Schädel dieser Ngamiland-Löwinnen jedoch als sowohl kürzer, wie auch schmäler. Die geographisch anschließende Katanga-Form *(bleyenberghi)* soll dagegen sehr kurzschädlig sein.

Lundholm (1952) publiziert den Fund eines subfossilen Schädels des Kaplöwen *(melanochaita)* und stellt auf dieser Grundlage einige Unterscheidungsmerkmale zu anderen südafrikanischen Löwen auf: 1. Das Occiput ist relativ kürzer, der Condylobasal-Gesamtlängen-Index beträgt 94,8 gegenüber 89,2 als Mittelwert für Löwen aus Transvaal und Ngamiland; 2. die Schnauze ist breiter, mit einem Schnauzenbreiten-Gesamtlängen-Index von 30,0 gegenüber 28,2; 3. Zahngrößenunterschiede (vgl. Kap. 3.2.8). Mazak & Husson (1960) schließen ihre Kaplöwenuntersuchung an Lundholm an und stellen für den Unterkiefer bedeutendere absolute und relative Größe fest.

Todd (1965) vergleicht unter Anwendung moderner statistischer Methoden (Faktoren-Analyse, Abweichung der Mittelwerte von einzelnen Variablen und Diskriminanz-Analyse) eine Serie von 20 neu aufgefundenen indischen Löwenschädeln mit einer Sammelserie von 31 Schädeln afrikanischer Löwen verschiedener Herkunft. Das Ergebnis der Faktorenanalyse zeigt, daß etwa 95 % der Gesamtvariation durch den Einfluß der absoluten Größe zu erklären sind, etwa weitere 3 % durch einen beide Serien trennenden Faktor und die restlichen 2 % nicht näher zuordenbar sind; ein klar dem Geschlecht zuzuordnender Faktor fehlt. Der Vergleich der Mittelwerte verschiedener Maße (Gaumenlänge, Schnauzenbreite, Mastoidbreite, Breite über den Condylen) bezogen auf die Basallänge (nicht Condylobasallänge, wie Todd angibt) ergibt keinerlei signifikanten Unterschiede zwischen beiden Serien, während die Diskriminanzanalyse eine klare Trennung zuläßt. Die Auswertung führt Todd zu folgendem Ergebnis: „In comparing the skulls of the two populations a differentiation into a facial and cranial portion or neuraxial and non-neuraxial portion appears. The measurements indicate that the Gir lion tends to be broader but shorter in the facial or non-neuraxial region than the African lion, while in the cranial or neuraxial region this tendency is reversed." Im Hinblick auf morphognostische Merkmale unterstreicht Todd (l. c.) den Befund Pococks, daß die Bullae der afrikanischen Löwen weiter aufgeblasen erscheinen als diejeni-

gen der indischen. Hingegen kommt er in Betrachtung der Häufigkeit der Teilung des Infraorbital-Foramens zum Schluß: „The general decrease in frequency of foramina division over the last 140 years is suggested to be related to gene frequency shifts possibly resulting from genetic drift." Als weiteres Merkmal der indischen Gir-Löwen stellt Todd Reduktionstendenzen am P_3 fest.

Mazak (1970 a) findet als Merkmal für indische Löwen und Berberlöwen gegenüber den anderen afrikanischen Formen relativ geringe Postorbitalbreite. Für den Kaplöwen unterstreicht Mazak (1970 b) die relative Kürze der größten Schädellänge in bezug zur Condylobasallänge, während er die von Lundholm (1952) angegebenen Merkmale der relativ breiteren Schnauze und der relativ größeren Unterkieferlänge nicht bestätigen kann. Hingegen weist er auf eine etwas größere Robustheit des Kaplöwenunterkiefers im Vergleich zu den Kiefern anderer südafrikanischer Löwen hin. Ferner zeigt er eine weit größere Schnauzenhöhe (in % der Nasalialänge) der Kaplöwen jenen gegenüber auf und verweist auf eine ungewöhnlich starke und hohe Crista sagittalis. In diesem Zusammenhang führt er die in allen diesen Merkmalen gefundene hohe Variabilität der wenigen aus dem Kapland bekannt gewordenen Löwenschädel auf eine Beschränkung des Vorkommens des eigentlichen Kaplöwen auf das Gebiet der Hochebene im Inneren des Kaplandes und die Existenz von *P. leo krugeri* entsprechenden Löwen jenseits der Gebirgskette im Osten des Landes (Albany, Kaffraria, Natal) zurück.

Durch Messung der Hirnschädelkapazität gelingt Hemmer (1971) der Nachweis unterschiedlicher Cephalisationsstufen bei afrikanischen und asiatischen Löwen. Letztere besitzen um 17 % geringere relative Hirngröße als erstere und ordnen sich der Allometrieachse von *Panthera pardus* an. Nachdem die Postorbitalbreite locker mit der Hirnraumkapazität korreliert ist (r bei Leoparden und Löwen zwischen 0,5 und 0,6), ist anzunehmen, daß auch die Berberlöwen ihrer Cephalisationshöhe nach den asiatischen gleichen.

Eigene Befunde:

Die Relation Jochbogenbreite / Condylobasallänge (Jochbogenbreitenindex) wurde bereits oben (Kap. 3.2.5) für eine Serie ostafrikanischer Löwen im Vergleich zu den Kaplöwen berechnet, wobei sich kein Unterschied zwischen ostafrikanischen Löwen, Kaplöwen und Berberlöwen sichern ließ. Hollisters (1917 und 1918) Feststellung einer modifikatorischen Veränderung der relativen Schädelbreite bei Zoohaltung kommt für die von ihm beschriebenen Schädel in einem signifikanten Unterschied der Indexmittelwerte zum Ausdruck (Wildtiere *P. leo massaica:* $M = 73$, $s = \pm 2{,}5$, $m = \pm 0{,}5$; Zootiere *P. leo massaica:* $M = 82{,}5$, $s = \pm 2{,}5$, $m = \pm 1{,}5$). Die von Heller (1913) beschriebenen *roosevelti*-Schädel (Zoo) fallen mit Werten von 86,5 und 80 in diesen Zoolöwenbereich, während vom Verfasser gemessene Wildlöwenschädel aus dem Sudan sich mit Indizes von 71

bis 73,5 ostafrikanischen Wildlöwen anordnen und somit die Hinfälligkeit einer Abtrennung der Löwen des Sudans nach der Breitenentwicklung des Schädels unterstreichen (cf. Hollister 1918).

Der Vergleich der von Hollister (1918) mitgeteilten Serien von *P. leo massaica* (M = 73, s = ± 2,5, m = ± 0,5) und *P. leo nyanzae* (M = 73, s = ± 2,5, m = ± 0,5) mit der Serie der vom Verfasser vermessenen Löwenschädel aus dem ehemaligen Deutsch-Ostafrika (M = 72,5, s = ± 2,5, m = ± 0,5) führt zum Ergebnis praktischer Übereinstimmung. Die geringfügige Abweichung letzterer liegt im Zufallsbereich. Eine Trennung von *nyanzae* und *massaica* nach der Schädelbreite, wie es Heller (1913) vermutet, wird somit hinfällig.

Für die von Roberts (1951) publizierten Serien aus dem Ngamiland (M = 73, s = ± 1,5, m = ± 0,5) und von *P. leo krugeri* (M = 73,5, s = ± 2, m = ± 1) gilt das gleiche. Die von Roberts (l. c.) als *P. leo vernayi* aus der Kalahari beschriebenen (unter Hinzunahme des Schädels eines Kalaharilöwen im Museum Wiesbaden) und die dieser Form nahegestellten Schädel aus Transvaal und dem Ngamiland weisen im Mittel dagegen etwas höhere Indexwerte auf (M = 74,5, s = ± 2,5, m = ± 0,5), ohne daß sich dieser Unterschied infolge der geringen Seriengrößen allerdings statistisch absichern ließe.

Die Löwen aus Nordostkongo (*azandica* Allen) und Zentralafrika (Tschadgebiet bis Kamerun = *kamptzi* Matschie) können durch ihre durchschnittlich größere relative Jochbogenbreite von den ost- und den meisten südafrikanischen Löwen abgetrennt werden. Für die von Allen (1924) publizierte *P. leo azandica*-Serie von 9 Schädeln ergibt sich ein Mittel von 76 (s = ± 3, m = ± 1), für eine kleine Serie von *P. leo kamptzi* (Werte eines von Matschie [1900] mitgeteilten und 4 vom Verfasser untersuchter Schädel aus Kamerun und dem Tschadgebiet) ein solches von 76,5 (s = ± 1, m = ± 0,5). Damit kann die Beurteilung Allens (1924), *P. leo azandica* sei relativ breitschädliger als die ostafrikanischen Löwen, als zutreffend gekennzeichnet werden. Dies stimmt auch für die Feststellung Hellers (1913), die westafrikanischen Löwen besäßen breitere Schädel als die ostafrikanischen, da außer den aus Zentralafrika stammenden Schädeln auch ein Schädel aus dem Senegal im Berner Museum entsprechend eine große relative Jochbogenbreite aufweist (Index 80,5).

Die relative Jochbogenbreite der indischen Löwen stimmt wieder mit derjenigen der ost-/südafrikanischen Gruppe überein (nach Maßen bei Pocock 1930: M = 73, s = ± 2,5, m = ± 1); gleiches gilt für den Berberlöwen (73 und 73,5 nach Maßen bei Mazak (1970 a).

Eine Verwendung des Merkmals relative Jochbogenbreite zu systematischen Zwecken ist nicht ohne Bedenken durchzuführen, da die Schädelbreite stark modifikabel ist und die durch Umwelteinflüsse zu erreichende Transposition der betreffenden Achse zu größeren Breitenwerten hin den Unterschied zwischen ost- und zentralafrikanischen Löwen noch übersteigt. Es scheint jedoch höchst unwahrscheinlich, daß in dem gesamten Gebiet von Westafrika bis Nordost-Kongo eine gegenüber allen anderen Teilen des

Verbreitungsgebietes der Art gleichsinnig abweichende spezielle Umweltsbeeinflussung auf das Wachstum des Löwenschädels vorläge, so daß dieses Merkmal zur Gruppencharakterisierung von Wildlöwen dennoch herangezogen werden kann.

Die von Roberts (1948) zur Unterscheidung von *P. leo vernayi* und *P. leo krugeri* benutzte Schnauzenbreite (auf Höhe der P^4) erweist sich als negativ allometrisch mit der Condylobasallänge korreliert (Allometrieexponent [Reduzierte Hauptachse] für eine Gesamtserie der von Roberts 1951 publizierten südafrikanischen Löwen 0,62 bei r = 0,85 und zw [1 %-Niveau] = 0,55). Die Einzel-Allometrieachsen für *P. leo krugeri* und *P. leo vernayi* + dieser nahestehende Formen verlaufen praktisch gleich. Bei zunehmender absoluter Größe wird die Schnauze also relativ schmäler. Der mittlere Index Schnauzenbreite × 100 : Condylobasallänge beträgt, berechnet sowohl nach der Allometriegeraden für *P. leo krugeri,* als auch nach derjenigen für *P. leo vernayi,* bei einer Condylobasallänge von 250 mm 45, bei 300 mm 42 und bei 350 mm 40. Dadurch erklärt sich die von Roberts (z. B. 1951) gefundene, etwas größere relative Schnauzenbreite der im Mittel kleineren Individuen von *vernayi* gegenüber *krugeri,* ohne daß tatsächlich ein Proportionsunterschied zwischen beiden Serien bestünde.

Für die Relation Mastoidbreite / Condylobasallänge ergeben sich bei der Allometrieberechnung wieder für verschiedene Serien um die Isometrie schwankende Exponenten (0,91 ± 0,02 für Ngamiland-Löwen, 1,04 ± 0,12 für *P. leo krugeri* + *vernayi* [beide Serien n. Roberts 1951], 0,87 ± 0,12 für *P. leo massaica* und 0,95 ± 0,09 für *P. leo nyanzae* [beide Serien n. Hollister 1918]), die eine Indexbildung rechtfertigen. Es lassen sich folgende Werte (jeweils M, s, m) bestimmen: Kaplöwen (Mazak 1970 b, Lundholm 1952, eigene Messung) 40,5, ± 1, ± 0,5; *P. leo krugeri* (Roberts 1951) 44, ± 1,5, ± 1; *P. leo vernayi* + dieser nahestehend (Roberts 1951) 43,5, ± 1, ± 0,5; Ngamiland-Löwen (Roberts 1951) 42, ± 1, ± 0,5; *P. leo azandica* (Allen 1924) 43,5, ± 2, ± 0,5; Berberlöwen (Mazak 1970 a) 46 und 44,5, persische Löwen (eigene Messung) 44,5 und 43,5; indische Löwen (Pocock 1930) 44,5, ± 3, ± 1.

Besonders festzuhalten erscheint die im Gegensatz zu den relativ hohen Werten der Löwen Transvaals stehende Tendenz der Kaplöwen zu sehr niederen Werten, die anscheinend auch ein weiteres Trennmerkmal des Kaplöwen vom Berberlöwenschädel darstellt, da letzterer sich wie die Schädel der asiatischen Löwen den wenigen bekannten Stücken zufolge durch besonders hohe Werte auszuzeichnen scheint.

In ebenfalls isometrischem Zusammenhang mit der Condylobasallänge steht die Interorbitalbreite (Allometrieexponenten für *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* nach den Werten bei Hollister 1918: 1,01 ± 0,13 bzw. 0,95 ± 0,11). Folgende Indexwerte wurden errechnet (jeweils M, s, m): Kaplöwen (Lundholm 1952, Mazak 1970 b, eigene Messung) 21,5 ± 1, ± 0,5; *P. leo krugeri* (Roberts 1951) 22, ± 1, ± 0,5; *P. leo vernayi* + dieser nahestehend (Roberts 1951) 22, ± 1,5, ± 0,5; Ngamilandlöwen

(Roberts 1951) 22, ± 0,5, ± 0,5; *P. leo massaica* (Hollister 1918) 22,5 ± 1, ± 0,5; *P. leo nyanzae* (Hollister 1918) 22, ± 1, ± 0,5; *P. leo azandica* (Allen 1924) 23,5, ± 1,5, ± 0,5; Senegallöwe (eigene Messung) 21; Berberlöwen (Mazak 1970 a) 22 und 24,5; persische Löwen (eigene Messung) 24 und 24,5; indische Löwen (Pocock 1930) 24, ± 2, ± 1. In dieser Maßrelation zeigt sich also einerseits ein ähnliches Ergebnis wie hinsichtlich des Mastoidbreitenindex, indem gegenüber der Masse der ost- und südafrikanischen Löwen die Kaplöwen zu niedrigeren, die Berberlöwen und die asiatischen Löwen aber zu höheren Werten tendieren, andererseits eine gewisse Ähnlichkeit zur Variation des Jochbogenbreitenindex, da auch hier die Serie von *P. leo azandica* im Mittel einen höheren Wert besitzt. Wie bei den übrigen Breitenmaßen, so ist jedoch auch in diesem Fall bei der systematischen Wertung der Befunde Vorsicht zu wahren, nachdem die von Hollister (1917, 1918) bearbeiteten Zoolöwenschädel durchschnittlich größere Interorbitalbreiten aufweisen (Index 22,5—25), als die entsprechenden Wildtiere.

Auf den praktisch isometrischen Zusammenhang zwischen der größten Schädellänge und der Condylobasallänge wurde oben (Kap. 3.2.6) bereits hingewiesen. Die Relation dieser beiden Längenmaße unterliegt kaum so großer Modifikabilität, wie es bei den Breitenmaßen festzustellen ist; der Mittelwert des Gesamtlängenindex der *P. leo massaica*-Zootiere (Hollister 1918) ist mit demjenigen der entsprechenden Wildtiere identisch. Zwischen verschiedenen Serien zentral- und ostafrikanischer Löwen lassen sich keine signifikanten Unterschiede finden (M, ± s, ± m): *P. leo massaica* (Hollister 1918) 111,5, ± 2, ± 0,5; *P. leo nyanzae* (Hollister 1918) 111, ± 1,5, ± 0,5; *P. leo azandica* (Allen 1924) 112, ± 2, ± 0,5; *P. leo kamptzi* (Matsche 1900, eigene Messung) 111,5, ± 0,5, (± 0,5). Von dieser Gruppe weicht *P. leo krugeri* (n. Roberts 1951) mit den Werten 115, ± 1, ± 0,5 besonders stark ab, *P. leo vernayi* (113, ± 1, ± 0,5) und die Ngamilandlöwen (113, ± 1,5, ± 0,5) (beide Serien n. Roberts 1951) nehmen eine Zwischenstellung ein. Unter den Löwen des Kaplandes finden sich, wie es besonders Mazak (1970 b) feststellt, sowohl Individuen des *krugeri*-Typs (Schädel in den Museen von Leiden und Stockholm: mittlerer Indexwert 114,5), als auch Individuen mit sehr kurzer relativer Gesamtlänge (Schädel in den Museen von London und Basel und subfossiler Schädel- n. Lundholm 1952: mittlerer Indexwert 108,5), die Mazak (1970 b) als die eigentlichen Repräsentanten von *P. leo melanochaita* aus der inneren Hochebene der Kapprovinz ansieht. Diese Heterogenität in der gesamten Kaplöwen-Serie kommt in den Streuungswerten um das Gesamtmittel (111,5) zum Ausdruck: s = ± 4, m = ± 1,5, die diejenigen der anderen Serien weit übersteigen. Den niederen Kaplöwenwerten entsprechen (cf. Mazak 1970 b) diejenigen der nordafrikanischen (109, 111 n. Werten bei Mazak 1970 a), indischen (110, ± 1,5, ± 0,5 n. Werten bei Pocock 1930) und persischen Löwen (110, 111). Auch 2 Werte westafrikanischer Löwen (Senegallöwe im Berner Museum und Löwe aus Gambia n. Mazak 1970 b) würden hierzu passen (109, 111), ohne daß für alle diese letzteren Serien

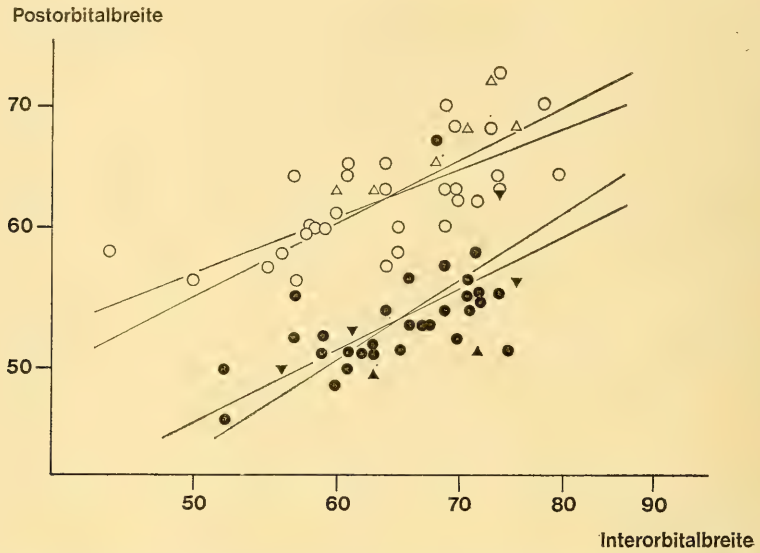


Abb. 5: Allometriediagramm Postorbitalbreite/Interorbitalbreite für indische (●, Werte n. Todd 1965 u. schriftl. Mitt.) und afrikanische Löwen (○, Sammelserie n. Todd 1965), persische Löwen (▲), Berberlöwen (▼) und Kaplöwen (△); für afrikanische und indische Löwen jeweils Hauptachse und reduzierte Hauptachse eingetragen.

aber signifikante Abweichungen den ostafrikanischen gegenüber bestehen würden.

Der von Todd (1965) beschriebene trennende Faktor zwischen indischen und afrikanischen Löwen kommt, in Entsprechung zum Befund Mazaks (1970) bezüglich der Postorbitalbreite, außerordentlich gut in der negativ allometrischen Relation der beiden Breitenmaße Interorbitalbreite und Postorbitalbreite zum Ausdruck, da erstere die Größe (Breite) des Gesichtsteils des Schädels kennzeichnet und letztere mit der Größe der Hirnkapsel korreliert (Hemmer 1971). Wie Abbildung 5 verdeutlicht, läßt diese Maßrelation allein eine fast vollkommene Trennung asiatischer und afrikanischer Löwen — mit Ausnahme des Berberlöwen — möglich werden, wobei jeweils nur einzelne Individuen in den Bereich der anderen Serie streuen. Die Berberlöwenschädel ordnen sich der Allometrieachse der indischen Löwen an (cf. Mazak 1970 a), die Kaplöwenschädel liegen im Bereich der anderen ost- und südafrikanischen Löwen. Der Unterschied der relativen Hirngröße zwischen diesen Gruppen, mit dem dies zusammenhängt, wurde vom Verfasser bereits an anderer Stelle publiziert (Hemmer 1971, vgl. oben).

Als wohl von der Kapazitätsstufe unabhängiges, weiteres Merkmal asiatischer Löwen könnte eine durchschnittlich geringere Aufblähung der Bulla angesehen werden, wie es Pocock (1930) und Todd (1965) annehmen. An vom Verfasser studierten Schädeln persischer und indischer Löwen ist das Ectotympanicum relativ groß und z. T. stark vom Entotympanicum ab-

gesetzt und oral weiter als der Processus entotympanicum vorragend. Die von indischen Löwen beschriebene Teilung eines der Infraorbitalforamina findet sich auch bei den beiden untersuchten persischen Löwen.

Als weitere morphognostische Merkmale am Löwenschädel stehen der Unterrand des Unterkiefers und der Verlauf der dorsalen Kante des Proc. zygom. des Squamosum zur Diskussion. Extrem konvexer Unterrand soll nach von Reichenau (1906, vgl. oben) den Kiefer des Kaplöwen kennzeichnen. Die beiden Kaplöwenschädel des Museums Leiden weichen in diesem Merkmal jedoch in keiner Weise von Schädeln ostafrikanischer Löwen ab. Der Schädel im Museum Basel vermittelt in der Unterkieferform zu den von Blainville (1843) und Lundholm (1952) abgebildeten Kaplöwenschädeln, die unter dem M_1 deutliche Ausbauchung des Unterkieferrandes besitzen. Dieser Bildung ist aber kein systematischer Wert zuzumessen, da sie sich während der Ontogenese verändert und als Kennzeichen von jüngeren Tieren erscheint, bei denen das Kieferwachstum noch nicht abgeschlossen ist (cf. Mazak 1970 b, Hemmer 1972). Bei zwei Schädeln persischer Löwen reicht die Massetergrube am Unterkiefer wie meist bei *Panthera pardus* und wie bei *Panthera gombaszoegensis* (vgl. Hemmer & Schütt 1969) oral nur bis unter den Hinterrand des M_1 und nicht unter den M_1 selbst, wie es beim Löwen sonst in der Regel der Fall ist.

Die Supramastoidcrista, wie sie Haltenorth (1936) von zwei westafrikanischen und einem nubischen Löwenschädel beschreibt, fand der Verfasser bei einer Reihe anderer Schädel aus Westafrika und dem Sudan nicht.

Die vergleichende Betrachtung verschiedener Maßrelationen am Schädel erlaubt anhand der relativen Hirngröße und der damit zusammenhängenden relativen Postorbitalbreite die Untergliederung aller rezenter Löwen in zwei Formengruppen, die verschiedene Stufen der Hirnevolution verkörpern. Die primitivere Stufe umfaßt die Löwen Nordwestafrikas, Vorderasiens und Indiens, von denen sich die asiatischen Löwen gemeinsam durch morphognostische Merkmale von den Berberlöwen absetzen. Zur höheren Hirnevolutionsstufe gehören alle Löwen Afrikas südlich der Sahara. Innerhalb dieser Gruppe lassen sich die von Mazak (1970 b) als typisch angesehenen Löwen des Kaplandes bezüglich der relativen Kürze der Gesamtschädellänge an die Primitivgruppe anschließen, sind aber durch ihre relativ sehr geringe Mastoidbreite und Interorbitalbreite gut von jenen Formen trennbar, die sich hier gerade durch hohe Werte auszeichnen. In diesem Zusammenhang sei kurz auf die fragliche Herkunft eines Löwen im Wiener Museum (montierter Balg NMW 711, Schädel NMW 1422) eingegangen, der vom Verfasser (Hemmer 1966 a) als Kaplöwe angesehen, von Mazak (1970 b) als solcher aber verworfen wurde. In allen hier behandelten Indizes schließt sich der Schädel dieses Exemplars immerhin unter allen afrikanischen Löwenformen am engsten demjenigen des Kaplöwen an, und ist von dem des Berberlöwen allein schon durch seine große Postorbitalbreite zu trennen (Mastoidbreitenindex 40, Interorbitalbreiten-

index 17, Gesamtlängenindex 107, Vergleichswerte s. oben). Im Verein mit seiner Mähne der Entwicklungsreihe II verleiht dies doch wohl der Annahme der Kaplöwenstämmigkeit jenes Löwen neuerlich Wahrscheinlichkeit; in die Betrachtung der Merkmalsvariation der Löwen verschiedener geographischer Herkunft konnte dieses Stück selbstverständlich mangels Herkunftslokalisierung nicht einbezogen werden.

Unter den Löwen Afrikas südlich der Sahara hebt sich neben dem Kaplöwen im Schädelbau die zweite südafrikanische Form, der Krugerpark-Löwe, am klarsten heraus, der gerade im Gegensatz zu aus dem Kapland stammenden Tieren durch eine relativ sehr große Gesamtlänge des Schädels und relativ große Mastoidbreite charakterisiert werden kann. Diese Merkmale finden sich über Transvaal hinaus bei einzelnen, nach Ansicht Mazaks (1970 b) von jenseits der südöstlichen Gebirgskette kommenden, Löwen des Kaplandes, ferner in die Populationen der Kalahari und des Ngamilandes ausstrahlend. Die Kalaharilöwen nähern sich bezüglich ihrer relativen Jochbogenbreite wiederum stärker als die anderen Löwen Süd- und Ostafrikas den Populationen des Nordostkongogebietes, Zentral- und Westafrikas, die durch einen durchschnittlich relativ sehr breiten Jochbogen gekennzeichnet sind.

3.2.8 Gebißmerkmale

Literatur:

Blainville (1843) gründet die Abtrennung von *P. leo nubica* von anderen Formen auf ein Zahnmerkmal. Der einzige am Typusschädel noch vorhandene P_3 hat nicht die Normalgestalt dieses Zahnes, sondern erscheint nach der Abbildung ähnlich dem Feliden-P^2 rudimentär.

Roberts (1948) gibt bei der Neubeschreibung von *P. leo vernayi* die gegenüber *P. leo krugeri* kürzere obere Zahnreihe (C—P^4) als abweichend an. Heller (1913) unterscheidet die westafrikanischen von den ost- und südafrikanischen Löwen anhand der Größe der Reißzähne, wobei erstere durch große, letztere durch kleine Zähne ausgezeichnet sein sollen.

Als charakteristisch für die indischen Gir-Löwen findet Todd (1965) eine hohe Variabilität des P_3, bei dem er verschiedene Reduktionsstadien vom Verschmelzen der bei afrikanischen Löwen doppelten Wurzel bis hin zum gänzlichen Fehlen feststellt. In der kleinen Population des Gir-Gebietes scheint die erstmals bei einem aus der Zeit um 1910 stammenden Schädel beachtete Reduktion des P_3 zu einem Rudiment bei in den Jahren zwischen 1953 und 1963 gestorbenen Tieren zugenommen zu haben.

Der Verfasser selbst (Hemmer 1966 a) benutzt bei der Besprechung eines als Kaplöwe angesehenen Exemplars im Wiener Museum den Index $\frac{\text{Breite des } M_1 \times 100}{\text{Länge des } M_1}$ zur Kennzeichnung des Kaplöwen, dessen Wert hierzu später Mazak (1970 b) in Frage stellt. Hingegen findet Mazak (l. c.) bei

2 Kaplöwenschädel im British Museum voll entwickelte P_2 und sieht damit die Tendenz zur P_2-Bildung als diagnostisches Kriterium an.

Zur Untersuchung fossiler Löwengebisse zieht Rühl (1939) Längen-Breiten-Indizes der Unterkieferzähne heran. Ebenfalls zu diesem Zweck bildet Lehmann (1954) den Index $\frac{\text{Länge des } M_1 \times 100,}{\text{Länge des } P_4}$ dessen Brauchbarkeit der Verfasser diskutiert (Hemmer 1967 c), indem er zeigt, daß bei ostafrikanischen Löwen der M_1 bei zunehmender absoluter Größe gegenüber dem P_4 relativ länger wird, der Index damit also steigt.

Eigene Befunde:

Die Untersuchungen des Verfassers an den Zähnen rezenter Löwen beziehen sich vor allem auf die relative Größe der Zähne und auf die Längen- und Längen-Breiten-Relationen. Dem von Blainville (1843) beschriebenen morphognostischen Merkmal zur Abtrennung des nubischen Löwen kann als Anormalität keine systematische Bedeutung beigemessen werden, nachdem sich entsprechende Reduktion des P_3 bei keinem anderen der vom Verfasser studierten Löwenschädel aus dem gebietsmäßig anschließenden Sudan findet und Todd (1965) für ähnliche P_3-Veränderungen bei indischen Löwen zeigt, daß sich die Häufigkeit ihres Auftretens in kleinen Populationen relativ rasch ändern kann und daher diesbezüglich keine Schlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse von den indischen Gir-Löwen

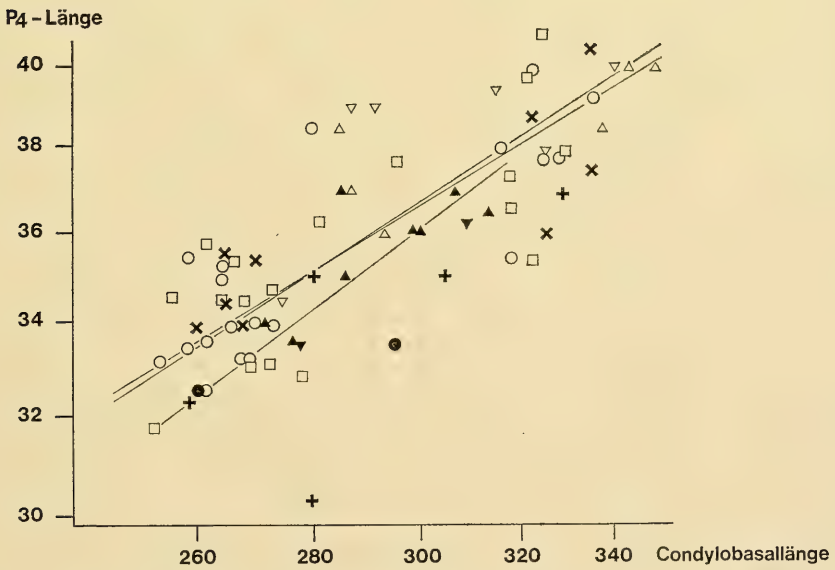


Abb. 6: Allometriediagramm P^4-Länge/Condylobasallänge für indische (▲), persische (●) und zentralafrikanische Löwen (+), Berberlöwen (▼), Kaplöwen (▽), sowie Serien von *P. leo massaica* (○) *P. leo nyanzae* (□), *P. leo azandica* (×) und *P. leo krugeri* (△); eingetragen Hauptachse für *massaica, nyanzae* und asiatische (indische + persische) Löwen.

her gezogen werden können. In ähnlicher Weise darf das Vorkommen des P_2 bei 2 Kaplöwenschädeln (Mazak 1970b) kaum als mehr denn eine lokale Eigentümlichkeit gewertet werden (bei einem Kaplöwenschädel im Museum Basel und bei dem von Lundholm [1952] beschriebenen subfossilen Schädel nicht vorhanden).

Die diagrammatische Auftragung der Länge der oberen Zahnreihe (C—P^4) (Robertssche Serien von *krugeri, vernayi* und aus dem Ngamiland) gegen die Condylobasallänge zeigt, daß diese Maße bei *vernayi* in gleicher Weise wie bei *krugeri* oder der Ngamiland-Serie variieren und sich die Einzelpunkte ersterer um die Allometrieachse letzterer scharen. Die relative Zahnreihenlänge erscheint demnach als Merkmal zur Gliederung südafrikanischer Löwen unbrauchbar.

Zum Vergleich der relativen Größe der Reißzähne kann infolge der funktionellen Korrelation des P^4 und des M_1 wahlweise die Relation M_1-Länge / Unterkieferlänge oder P^4-Länge / Condylobasallänge herangezogen werden. Zwischen der P^4-Länge und der Condylobasallänge läßt sich ein negativ allometrischer Zusammenhang errechnen (Allometrieexponent der Hauptachse für *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* n. Werten bei Hollister [1918] 0,62 bzw. 0,65, für asiatische [indische Löwen des British Museum London + persische Löwen des Pariser Museums] 0,75). Um die Allometrieachse der ostafrikanischen Serien streuen die Werte südafrikanischer Löwen (einschließlich Kapland) und die von Allen (1924) publizierte Serie aus dem Nordostkongogebiet. Unterhalb dieser Achsen liegen die Punkte einiger zentralafrikanischer Löwen, wobei der eines ♀-Schädels (Museum Wien) weit aus dem Streuungsbereich der anderen Serien heraus fällt (Abb. 6). Dieser Schädel zeichnet sich allgemein durch ein relativ sehr schwaches Gebiß aus. Dieser Befund spricht gegen die Angabe Hellers (1913), westafrikanische Löwen besäßen besonders große Reißzähne. Ebenfalls relativ kurze Reißzähne finden sich bei asiatischen Löwen und bei Berberlöwen. Die Transposition der Allometrieachse ersterer den Achsen ostafrikanischer Serien gegenüber ist nach Berechnung des mittleren Fehlers der Allometriegeraden in Ordinatenrichtung (n. Brody 1945) infolge der großen Variabilität in den einzelnen Serien jedoch nicht signifikant.

Die relative Kürze der Reißzähne asiatischer Löwen spiegelt sich in ähnlicher Weise, ebenfalls mit nicht signifikantem Transpositionsunterschied, in der negativ allometrischen Beziehung von P_4-Länge und M_1-Länge wieder (Allometrieexponent der Hauptachse für eine Serie ostafrikanischer Löwen 0,78, für eine Sammelserie asiatischer Löwen 0,87; Abb. 7). Hinsichtlich dieser Zahnlängenproportion tendieren aber auch die südafrikanischen Löwen (einschließlich Kaplöwen) den ostafrikanischen gegenüber zu relativ größerer P_4-Länge bzw. relativ geringerer M_1-Länge (cf. Hemmer 1967c). Aus der Literatur zugängliche Maße von Berberlöwen (Blainville 1843, von Reichenau 1906) verweisen, genauso wie diejenigen zentralafrikanischer Löwen, auf eine enorme Variabilität dieser Längenbeziehung (Abb. 7).

Die P_3-Länge steht in positiv allometrischer Beziehung zur P_4-Länge

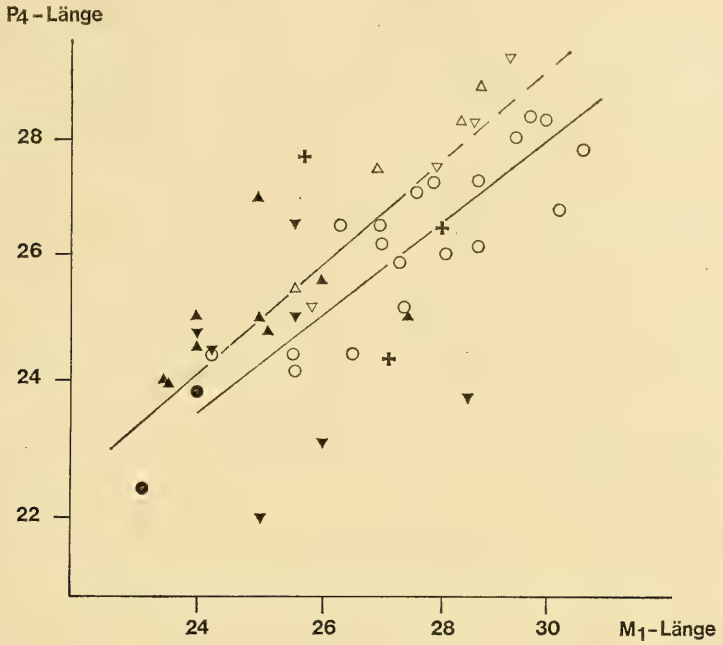


Abb. 7: Allometriediagramm P_4-Länge/M_1-Länge für indische (▲), persische (●), zentralafrikanische (+), ostafrikanische (○) und südafrikanische Löwen (△) sowie Kaplöwen (△); eingetragen Hauptachse für ostafrikanische und asiatische (indische + persische) Löwen.

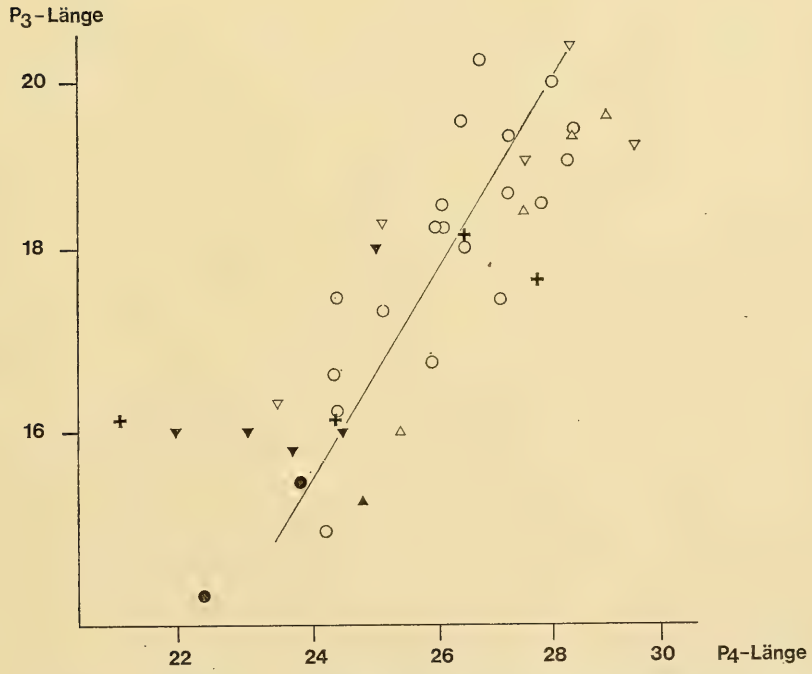


Abb. 8: Allometriediagramm P_3-Länge/P_4-Länge. Zeichenerklärung entspr. Abb. 7; eingetragen Hauptachse für ostafrikanische Löwen.

(Allometrieexponent der Hauptachse für eine Serie ostafrikanischer Löwen 1,66; Abb. 8). Dabei ordnen sich Kaplöwen, zentralafrikanische Löwen und asiatische Löwen der Allometrieachse ostafrikanischer Löwen an, während Löwen Südafrikas (ohne Kapland) zu relativ größeren P_4-Längen tendieren und Berberlöwen anscheinend relativ kurze P_4 bzw. lange P_3 besaßen (Maße letzterer nach Blainville 1843, von Reichenau 1906). Bezogen auf den M_1 bedeuten diese Allometrieverhältnisse, daß bei zunehmender Größe im Löwengebiß die P_3-Länge relativ etwas zunimmt, die P_4-Länge aber etwa im gleichen Maße abnimmt. Die für die Allometrien P_4-Länge / M_1-Länge und P_3-Länge / P_4-Länge gefundenen Abweichungstendenzen einzelner Serien weisen auf im Verhältnis zu beiden Prämolaren etwas geringere Molarenlänge bei asiatischen Löwen und Kaplöwen, auf im Verhältnis zum P_3 und zum M_1 etwas gesteigerte P_4-Länge bei den übrigen südafrikanischen Löwen und teilweise etwas verminderte P_4-Länge bei den Berberlöwen hin.

Für die Relation der Länge und Breite des M_1 lassen sich um die Isometrie schwankende Allometrieexponenten bestimmen, so daß hier die übliche Bildung von Längenbreitenindizes zu rechtfertigen ist. Für eine Serie ostafrikanischer Löwen im Münchner Museum ergibt sich ein Mittel dieses Index von 51 ($s = \pm 1{,}5$ m $= \pm 0{,}5$), für die ebenfalls ostafrikanischen Serien von *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* nach Werten bei Hollister (1918) lassen sich entsprechende Werte von 51,5 (± 2, $\pm 0{,}5$) bzw. 51 (± 2, $\pm 0{,}5$) errechnen. Gleiches gilt für Löwen West-, Zentral- und Südafrikas (außer Kapland), ferner für Berberlöwen (nach Werten bei Del Campana 1915: 51,5, ± 3, $\pm 1{,}5$). Die Werte von Kaplöwen liegen zwar durchaus innerhalb der Variationsbreite ostafrikanischer Löwen, wie es Mazak (1970 b) in der Diskussion mit einer Arbeit des Verfassers (Hemmer 1966 a) feststellt, tendieren im Mittel aber zu relativ größeren Breiten (Schädel in den Museen von London [n. Mazak 1970 b], Leiden, Basel u. subfossil aus der Karroo [n. Lundholm 1952] 53, $\pm 1{,}5$, $\pm 0{,}5$), während asiatische Löwen eher zu geringeren Werten neigen (50, $\pm 1{,}5$, $\pm 0{,}5$).

Im Vergleich zu der von Kabitzsch (1960; die von dieser Autorin selbst nicht publizierten Werte wurden den auf ihren Originalunterlagen fußenden Tabellen bei Schütt [1969] entnommen) allein für die Gruppe west-, ost- (überwiegend) und südafrikanischer Löwen festgestellten Höckerproportionierung der einzelnen Zähne wurden die entsprechenden Maße für die M_1 und P^4 dreier asiatischer Löwen (2 persische, 1 indischer im Museum Paris) und eines Kaplöwen (Museum Basel) bestimmt. Gegenüber den Mittelwerten der afrikanischen Löwen zeichnet sich der M_1 der asiatischen Löwen (Tab. 1) durch ein wenig kürzeres Paraconid, wenig längeres Protoconid und größere relative Zahnhöhe aus (Paraconidhöhe in % der Paraconidlänge übertrifft in einem Fall gerade die Obergrenze der afrikanischen Serie). Der Kaplöwen-M_1 liegt in allen Maßen ähnlich dem Mittel des M_1 der übrigen afrikanischen Löwen.

Der P^4 der asiatischen Löwen (Tab. 2) hat im Vergleich zu den Mittelwerten der afrikanischen Formen einen geringfügig relativ längeren Para-

Tabelle 1: Maße und Indizes am M_1 asiatischer Löwen und eines Kaplöwen, im Vergleich zu einer Sammelserie afrikanischer Löwen (überwiegend Ostafrika, ferner West- und Südafrika außer Kapland). Indizes auf 0.5 gerundet.

	Persien		Persien		Indien		Kapland Nat. Hist. Mus. Basel		Sammelserie Afrika (Kabitzsch, n. Schütt 1969)	
	Mus. d'Hist. Nat. Paris									
	Nr. 2854		Nr. 2847		Nr. 2872		Nr. C 981		V	M
1. Gesamtlänge	23,7	24,2	23,2	23,2	25,1	ca. 25,0	28,6	28,8	22,5 — 32,5	26,5
2. Protoconidlänge	14,5	14,4	14,0	14,0	15,2	15,2	17,1	17,3	13,5 — 18,5	15,5
3. „ in % 1)	61	59,5	60,5	60,5	60,5	ca. 61	60	60	54,5 — 64	59
4. Paraconidlänge	12,3	12,3	11,5	11,4	13,1	13,5	15,3	15,5	11,0 — 17,5	14,0
5. „ in % 1)	52	51	49,5	49	52	ca. 54	53,5	54	47 — 60	53
6. „ in % 2)	85	85,5	82	81,5	86	89	89,5	89,5	79 — 101,5	89
7. maximale Breite	11,7	11,5	11,2	11,0	13,3	13,2	15,0	15,0	11,0 — 16,5	13,0
8. „ in % 1)	49,5	47,5	48	47,5	53	ca. 53	52,5	52	45,5 — 56	50,5
9. Protoconidhöhe	14,4	14,9	14,0	14,0	—	—	16,6	16,0	13,0 — 18,5	15,0
10. „ in % 1)	60,5	61,5	60,5	60,5	—	—	58	55,5	48 — 66	58,5
11. „ in % 2)	99,5	103,5	100	100	—	—	97	92,5	87,5 — 114,5	97,5
12. Paraconidhöhe	14,2	14,0	14,0	13,5	—	—	16,3	16,1	12,0 — 19,5	14,5
13. „ in % 1)	60	58	60,5	58	—	—	57	56	49 — 64	55,5
14. „ in % 4)	115	114	122	118,5	—	—	106,5	104	92,5 — 119	104
15. „ in % 9)	98,5	94	100	96,5	—	—	98	100,5	83,5 — 111,5	95
16. Kerbsattelhöhe	7,0	7,5	6,3	6,3	—	—	8,2	8,5	6,0 — 10,5	7,5
17. „ in % 1)	29,5	31	27	27	—	—	28,5	29,5	23 — 37,5	30
18. „ in % 7)	60	65	56,5	57,5	—	—	54,5	56,5	47 — 75,5	59,5

Tabelle 2: Maße und Indizes am P^4 asiatischer Löwen und eines Kaplöwen, im Vergleich zu einer Sammelserie afrikanischer Löwen (entspr. Tab. 1).

	Persien	Persien	Indien	Kapland	Sammelserie Afrika (K a b i t z s c h, n. S c h ü t t 1969)	
		Mus. d'Hist. Nat. Paris		Nat. Hist. Mus Basel		
	Nr. 2854	Nr. 2847	Nr. 2872	Nr. C 981	V	M
1. Gesamtlänge	33,6 33,4	32,8 32,3	34,0 ca. 33,5	39,4 39,3	31,0 — 40,0	35,5
2. Paraconlänge*	12,7 13,2	13,2 13,1	13,1 13,0	15,8 15,8	11,0 — 16,0	13,0
3. „ in % 1)	38 39,5	40 40,5	38,5 ca. 39	40 40	34,5 — 43	37,5
4. Metaconlänge	12,8 12,9	12,5 12,3	13,7 ca. 13,8	15,6 15,8	12,0 — 16,0	13,5
5. „ in % 1)	38 38,5	38 38	40,5 ca. 41	39,5 40	36 — 43,5	38,5
6. „ in % 2)	101 97,5	94,5 94	105 ca. 106	98,5 100	85 — 117	100,5
7. Breite am Innenhöcker**	ca. 16,2 16,2	15,7 16,0	16,5 16,4	20,1 20,3	14,5 — 23,5	16,5
8. „ in % 1)	ca. 48 48,5	48 49,5	48,5 ca. 49	51 51,5	40,5 — 55	47,5

* P^4-Haupthöcker n. S c h ü t t (1969) auf Grund der Homologieverhältnisse als Paracon zu bezeichnen (Protocon bei K a b i t z s c h 1960 u. H e m m e r 1966 c).

** = „Deuterocon".

con und ebenso gering größere relative Breite; gleiches gilt für den P^4 des verglichenen Kaplöwen, der wie jene jedoch voll in die Variationsbreite der afrikanischen Sammelserie fällt.

Bezüglich der Gebißproportionen tendieren insgesamt die asiatischen Löwen im Vergleich zu den meisten afrikanischen Formen zu etwas kürzeren Reißzähnen. Die Löwen Nord- und Zentralafrikas schließen sich diesem Trend an, wobei sich diese Gruppen auch hinsichtlich ihrer hohen Variabilität des P_4/M_1-Verhältnisses ähneln. Die Löwen Südafrikas lassen eine Tendenz zur P_4-Verlängerung erkennen, während sich bei den Kaplöwen im Mittel etwas kürzere und breitere Molaren finden.

3.3 Gliederung der rezenten Löwen

Wie aus der Betrachtung der Einzelmerkmale hervorgeht, lassen sich zur systematischen Abgrenzung verschiedener Populationen oder Populationsgruppen des Löwen besonders Merkmale der Mähnenentwicklung, des Schädels und der Zähne heranziehen. Dabei können zum Teil bereits Aussagen über das relative entwicklungsgeschichtliche Alter einzelner Merkmalsausprägungen getroffen werden. Als konservativste Form lassen sich die asiatischen Löwen ihrer niedrigen Cephalisationsstufe zufolge den meisten afrikanischen gegenüberstellen. Als Sondermerkmale der asiatischen Löwen können neben der geringeren Aufblähung der Bulla wohl die Häufung geteilter Infraorbital-Foramina und eventuell allein bei der indischen Gir-Population in den letzten beiden Jahrhunderten Reduktionstendenzen am insgesamt schon relativ kurzen P_3 angesehen werden.

Bei den afrikanischen Löwen finden sich als primitiv erscheinende Merkmale besonders in den Populationen der Randzonen. Die nordafrikanischen Berberlöwen schließen sich den asiatischen unmittelbar an und können mit ihnen in einer archaischen Formengruppe zusammengefaßt werden, die gemeinsame Schädelproportionen und Mähnen der Entwicklungsreihe II besitzt.

Die Löwen des Kaplandes entsprechen dieser Gruppe im solchermaßen als ursprünglich gekennzeichneten Mähnenentwicklungstyp, haben in ihrer typischen Form auch den relativ kurzen Schädel (Relation Schädellänge / Condylobasallänge) jener Formen, stehen aber ihrer großen Postorbitalbreite nach zu urteilen auf dem höheren Cephalisationsniveau und weisen einige Eigenarten im Schädel- und Gebißbau auf, die sie von allen anderen, im stärksten Maße gerade von anderen südafrikanischen Löwen absetzen, und die damit als Eigenentwicklungen erscheinen.

Die Löwen der übrigen afrikanischen Gebiete sind außer durch ihre Cephalisationsstufe mit geringen Ausnahmen durch den Mähnenentwicklungstyp I gekennzeichnet, bei dem keine Ansätze zu einer Bauchmähne und Hinterarmmähne ausgebildet werden und der als höher evoluiert anzusehen ist. Den Berber- oder Kaplöwen ähnelnde Mähnenprimärformen

Abb. 9: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 1. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Ausbreitung einer Altform mit dem Mähnentyp II.

Abb. 10: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 2. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Entstehung der höheren Cephalisationsstufe in Afrika südlich der Sahara, Verbleiben der nordafrikanischen und südwestasiatischen Löwen auf der ursprünglichen Stufe.

Abb. 11: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 3. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Entstehung und Ausbreitung des Mähnentyps I in Afrika.

Abb. 12: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 4. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: mutmaßliche Entstehungszentren und Ausbreitungsrichtungen der rezenten Unterarten während und nach der letzten Eiszeit.

scheinen nur noch reliktär in manchen an das abessinische Bergland grenzenden nordost / ostafrikanischen Landschaften aufgetreten zu sein, während sie in den anderen ost- bis südafrikanischen Regionen höchstens vereinzelt bzw. in Mischtypen vorkamen. Innerhalb dieser Großgruppe der Mähnenreihe I bestehen zwischen den einzelnen Populationsgruppen Unterschiede besonders im Schädelbau. In Südafrika lassen sich für die Transvaal- (speziell Krugerpark-)löwen charakteristisch erscheinende Merkmalshäufungen erkennen, die in die Populationen der benachbarten Regionen des (wohl östlich- / südöstlichen / cf. Mazak 1970 b) Kaplandes, der Kalahari und des Ngamilandes ausstrahlen.

Die Löwen West- und Zentralafrikas einschließlich des Nordostkongogebietes setzen sich durch eine Häufung breiter Jochbögen von den ost- und südafrikanischen Populationen ab, wobei eine gewisse Ausstrahlung bis in das südafrikanische Kalahari-Gebiet westlich entlang des afrikanischen Grabenbruches nicht unmöglich erscheint. Näheren Aufschluß hierüber werden wohl die an umfangreichem Material aus diesen Regionen ansetzenden Untersuchungen Bonés liefern können. Andererseits scheinen Ähnlichkeiten besonders in den Gebißproportionen auch für gewisse Beziehungen der Löwen West- und Zentralafrikas zu den Berberlöwen der Atlasländer zu sprechen.

Die Herausbildung der Unterschiede zwischen den west- und zentralafrikanischen Löwen und denen Ost- und Südafrikas ist in biogeographischer Hinsicht infolge der Ausdehnung des Tschadsees zum Mega-Tschad in der Zeit vor etwa 22 000—8500 Jahren und der dadurch hervorgerufenen weitgehenden Isolation der westlichen und östlichen Savannenräume (Moreau 1966) historisch verständlich und entspricht der von Grubb (1972) bei *Syncerus caffer* beschriebenen Parallelsituation. Die anzunehmende zeitweise Durchlässigkeit wenigstens des westlichen Teiles der Sahara (Moreau 1966) ließe auch gewisse Merkmalsbeeinflussungen von den Löwen des Maghreb her zu den west- und zentralafrikanischen Populationen deutbar werden. Wie es sich bei einem letztmals wohl vor ca. 6000 Jahren erfolgten Vegetationsschluß der westlichen Sahara offenbar um Vegetation mediterranen, nicht äthiopischen Typs handelte (Moreau 1966), so ist eine solche Merkmalsbeziehung beim Löwen hauptsächlich nur in Nord-Süd-Richtung zu vermuten, da die archaische Berberlöwenpopulation ihrerseits weder im Schädelbau, noch in der Mähnenentwicklung von den progressiven südlichen Formen beeinflußt erscheint.

Nachdem solchermaßen die Differenzierung der west- und zentralafrikanischen Form der sowohl diese, als auch die ost- und südafrikanischen Formen umfassenden Löwengruppe mit dem Mähnenentwicklungstyp I durch Isolation spätestens im genannten Zeitraum ursächliche Erklärung finden kann, wäre die Herausbildung dieser Gesamtgruppe gegenüber den in der Mähnenentwicklung konservativen Kaplöwen und anderen jenen hierin entsprechenden Relikten im östlichen und nordöstlichen Afrika jedenfalls vor dem Höhepunkt des letzten Pluvials (Würm-Glazials) anzunehmen. Nachdem in der Zeit vor um 12 000 Jahren vom Süden her Kalahari-Be-

dingungen bis in das Kongobecken Ausdehnung fanden (Moreau 1966), wäre auch eine Beeinflussung der rezenten Löwenpopulationen der Kalahari und der nördlich von ihr gelegenen Landstriche von den Populationen des östlichen Kongoraumes her durchaus erwartbar.

Damit lassen sich aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit mindestens 4 Etappen der pleistozänen Evolution des Löwen erschließen. Als erste Etappe ist die Entstehung und Ausbreitung einer Altform von *Panthera leo* anzusetzen, wie sie rezent noch von den nordafrikanischen und asiatischen Löwen vertreten wurde. Die zweite Phase ist in der Entstehung und Ausbreitung der höheren Cephalisationsstufe in Afrika zu sehen, bei der die Löwen der Atlasländer als Relikt der Altschicht erhalten blieben. Als dritte Stufe kann die Entstehung und Ausbreitung des Mähnenentwicklungstyps I angenommen werden, wobei Relikte mit dem ursprünglichen Typ II im äußersten Süden und stellenweise im Nordosten / Osten Afrikas überlebten, während im Nordosten durch das Niltal offenbar der früher wohl vom Westen Nordafrikas bis nach Vorder- und Südasien geschlossene Gürtel der Altform zerschnitten wurde, nachdem der Mähnentyp I anscheinend über Ägypten bis nach Kleinasien und Griechenland verbreitet war. Als vierte und letzte Etappe wäre schließlich die Differenzierung innerhalb der Großgruppe mit Mähnentyp I zu bezeichnen (Abb. 9—12).

Eine taxionomische Aufspaltung der Spezies *Panthera leo* in verschiedene Subspezies macht in Anbetracht dessen für die Repräsentanten der Altschicht aus Etappe 1 (Berberlöwen — *Panthera leo leo,* asiatische Löwen — *Panthera leo persica*) keinerlei Schwierigkeiten, weiterhin auch nicht für die eine ebenfalls noch ziemlich altertümliche Evolutionsstufe der Art vertretenden Kaplöwen *(Panthera leo melanochaita).* Weitaus schwieriger wird es für die evolutiv jüngste Differenzierungsgruppe, in der sich von der ostafrikanischen Form nur die Löwen West- und Zentralafrikas *(Panthera leo senegalensis)* und Südafrikas *(Panthera leo krugeri)* noch einigermaßen gut abheben, die Beurteilung der Formen *Panthera leo azandica* aus dem Nordostkongogebiet (zu *P. leo senegalensis* oder Mischform mit Eigenprägung) und *Panthera leo bleyenberghi* aus dem südöstlichen Kongoraum aber vorerst offen bleiben muß. Bis zur Abklärung ihrer speziellen Stellung, die durch Boné zu erwarten ist, seien diese Formen hier weiterhin als eigene Unterarten geführt. Die ostafrikanischen Löwen haben, nachdem die Löwen Nordostafrikas dieser Untersuchung zufolge nicht mehr mit Sicherheit von ihnen abgegrenzt werden können, den Namen *Panthera leo nubica* (De Blainville, 1843) zu führen, der gegenüber *massaica* Neumann, 1900, unter welchem Namen diese Löwenform gewöhnlich bekannt war, und gegenüber *somaliensis* Noack, 1891, mit welchem Namen sie Mazak (1968) bezeichnet, die Priorität besitzt.

Die rezenten Unterarten des Löwen, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758):

1. *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758)
   (Berberlöwe)

Synonyma:

1758 *Felis leo.* Linnaeus, Syst. Nat. ed. 10, p. 41. Afrika, partim.
1826 *Felis leo barbaricus.* Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Berberei.
1829 *Felios leo barbarus.* Fischer, Syn. Mammal., p. 197. Berberei.
1829 *Leo africanus.* Brehm, Isis (Oken), p. 638. Afrika, partim?
1834 *Leo africanus.* Jardine, Naturalist's Library, Mamm. **2**, P. 118, partim?
1858 *Felis leo nigra.* Loche, Cat. Mamm. et Oiseaux observés en Algérie, p. 7. Constantine, Algerien.
1867 *Leo nobilis.* Gray, Proc. Zool. Soc. London, 263. partim?

Locus typicus:

Constantine, Algerien (nach Festlegung durch Allen 1924).

Verbreitung:

Atlasländer (Nordafrika). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ausgerottet.

2. *Panthera leo persica* (Meyer, 1826)
(Asiatischer Löwe)

Synonyma:

1826 *Felis leo persica.* Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Persien.
1829 *Leo asiaticus.* Brehm, Isis (Oken), p. 638. Asien.
1829 *Felis leo goojratensis.* Smee, Proc. Zool. Soc. London, 140. Gujerat.
1843 *Felis leo indicus.* Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 186, Taf. 6. Indien.
1867 *Leo persicus* Swains., Gray, Proc. Zool. Soc. London.
1867 *Leo goorgrattensis* Gmel., Gray, Proc. Zool. Soc. London.
1968 *Panthera leo goojratensis* (Smee). Mazak, D. Pelzgew., **19** NF, p. 24.

Locus typicus:

Persien.

Verbreitung:

Im 19. Jahrhundert noch Irak, West-, Südwest- und Südiran, Nordwest- und Zentralindien. Heute nur noch Gir-Forest, Kathiawar (Nordwestindien).

3. *Panthera leo melanochaita* (Smith, 1842)
(Kaplöwe)

Synonyma:

1829 *Felis leo capensis.* Fischer, Syn. Mammal., addenda, p. 565. Südafrika; Nom. praeoccup.
1842 *Felis (Leo) melanochaitus.* Smith, Jardine's Naturalist's Library, Mamm., **15,** p. 177. Kap der guten Hoffnung.
1842 *Felis (leo) melanochaetus.* Smith, Jardine's Naturalist's Library, Mann., **15,** Taf. 10. Kap der guten Hoffnung.
1843 *Felis leo capensis.* Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 186, Taf. 6. Kap der guten Hoffnung.
1868 *Leo capensis.* Fitzinger, Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. **58,** 1. Teil, p. 438. Kapland.
1934 *Panthera leo melanochaitus.* Shortridge, The Mammals of South West-Africa.
1951 *Leo leo melanochaitus* Ch. Smith. Roberts, The Mammals of South-Africa.

Locus typicus:

Kap der guten Hoffnung.

Verbreitung:

Kapland und Südnatal. Um die Mitte des 19. Jahrhunderts ausgerottet.

4. *Panthera leo senegalensis* (Meyer, 1826)
(Westafrikanischer Löwe)

Synonyma:

1826 *Felis leo senegalensis.* Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Senegal.
1843 *Leo gambianus.* Gray, List. Spec. Mann. Brit. Mus., p. 40. Innergambia.
1900 *Felis leo kamptzi.* Matschie, Sitz. ber. Ges. Nat. forsch. Freunde Berlin, p. 92. Yoko, Kamerun.

Locus typicus:

Senegal.

Verbreitung:

Westafrika südlich der Sahara, Zentralafrika (Kamerun, Tschadgebiet, Nord-Ubangi-Schari).

5. *Panthera leo azandica* (Allen, 1924)
(Nordostkongo-Löwe)

Synonyma:

1924 *Leo leo azandicus.* Allen, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **47,** P. 224.

Nordost-Kongo.

1943 *Leo leo massaicus* (Neumann). Frechkop, Expl. Parc Nat. Albert, Fasc. 1. partim, Nordost-Kongo.

1945 *Felis (Leo) leo azandicus* Allen. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, C-Zoologie, Ser. 2, **3:** 2. Nordost-Kongo.

1968 *Panthera leo somaliensis* (Noack, 1891). Mazak, D. Pelzgewerbe **19,** NF, 3: 21. partim.

Locus typicus:

Vankerekhovenville, Nordost-Kongo.

Verbreitung:

Nordost-Kongo.

6. *Panthera leo nubica* (Blainville, 1843)
(Ostafrikanischer Löwe)

Synonyma:

1843 *Felis leo nubicus.* Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 58, Atlas Taf. 6. Nubien.

1891 *Felis leo somaliensis.* Noack, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalt **9,** 1, p. 120. Somaliland.

1900 *Felis leo massaicus.* Neumann, Zool. Jb. Syst. **13:** 550. Massai-Land, Tanzania.

1910 *Felis leo sabakiensis.* Lönnberg, in Sjöstedt, Wiss. Ergebn. d. schwed. Zool. Exped. n. d. Kilimandjaro, d. Meru u. d. umgeb. Massaisteppen Dtsch.-Ostafrikas 1905—1906, **1,** 2: 22. NW des Kilimandjaro, Tanzania.

1913 *Felis leo roosevelti.* Heller, Smithsonian Misc. Coll. **61,** 19: 2. Abessinien.

1913 *Felis leo nyanzae.* Heller, Smithsonian Misc. Coll. **61,** 19: 4. N-Ufer des Victoriasees, Uganda.

1923 *Felis leo massaica* Neumann. Loveridge, Proc. Zool. Soc. London, 1923.

1924 *Leo leo hollisteri.* Allen, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **47:** 229. Sotik, Kenia.

1924 *Felis leo capensis* (Fitzinger). Zukowsky, Arch. f. Naturgesch. **90.** Abt. A, 1. partim?

1943 *Leo leo massaicus* (Neumann). Frechkop, Expl. Parc Nat. Albert, Fasc. 1.

1945 *Felis (Leo) leo nyanzae* Heller. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, c — Zool., Ser. 2, **3,** 2. Ruanda-Urundi.

1955 *Leo maculatus.* Heuvelmans, Sur la piste des bêtes ignorées: 165. Hochgebirge von Kenia. Bastardform?

1964 *Panthera leo webbiensis.* Zukowsky, Milu **1,** 5: 270. Ogaden, Somaliland.

1968 *Panthera leo somaliensis* (Noack, 1891). Mazak, D. Pelzgew. **19**, NF, 3: 21. partim.

Locus typicus:
Nubien

Verbreitung:
Nordost- und Ostafrika, im Süden Übergang zu *Panthera leo bleyenberghi* und *Panthera leo krugeri* in Rhodesien?

7. *Panthera leo bleyenberghi* (Lönnberg, 1914)
(Südkongo-Löwe)

Synonyma:
1914 *Felis leo bleyenberghi.* Lönnberg, Rev. Zool. Africaine **3**: 273. Katanga.
1945 *Felis (Leo) leo bleyenberghi* Lönnberg. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, C-Zool., Ser. 2, **3**, 2. Süd- und Südost-Kongo.
1951 *Leo leo bleyenberghi* (Lönnberg). Roberts, The Mammals of South-Africa. partim? Katanga, Nyasaland, Mashonaland, Ngamiland, Ovamboland, Angola.
1954 *Felis leo blevenberghi.* Jobaert, Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises **28.** Kasai.

Locus typicus:
Katanga.

Verbreitung:
Süd-Kongogebiet, Angola? Übergang in Südwestafrika, Ngamiland und Rhodesien zu *Panthera leo krugeri,* in Rhodesien zu *Panthera leo nubica?*

8. Panthera leo krugeri (Roberts, 1929)
(Südafrikanischer Löwe)

1912 *Felis leo capensis.* Lönnberg, Kungl. Svensk. Vetensk. Handl. **48:** 74.
1924 *Felis leo capensis* Fitzinger. Zukowsky. Arch. f. Naturgesch. **90,** Abt. A, 1. partim? Nördliches SW-Afrika.
1929 *Leo leo krugeri.* Roberts, Ann. Transvaal Mus. **13:** 91. Sabi Game Reserve, Transvaal.
1934 *Panthera leo krugeri.* Shortridge, The Mammals of South-West-Africa. SW-Afrika.
1935 *Leo leo* subsp.? Roberts, Ann. Transvaal Mus. **16:** 210. Kalahari.
1942 *Panthera leo bleyenberghi.* Hill (ex Roberts, The Mammals of South-Africa).

1948 *Leo leo vernayi.* Roberts, Ann. Transvaal Mus. **21:** 65. Kalahari.
1963 *Panthera (Leo) leo krugeri* Roberts. Pienaar, Koedoe **6.** Kruger-Park.

Locus typicus:
Sabi (Kruger) Game Reserve, Transvaal.

Verbreitung:
Transvaal, wohl östlich-südöstlicher Teil des Kaplandes, Kalahari, Übergang zu *Panthera leo nubica* in Rhodesien, zu *Panthera leo bleyenberghi* in Südwestafrika, Ngamiland und Rhodesien?

4. Die Löwen des Pleistozäns

4.1 Die Löwen des Altpleistozäns

4.1.1 Allgemeines

Altpleistozäne (Altpleistozän nach der 4-Stufen-Gliederung des Pleistozäns durch Adam 1964) Löwenreste größerer Bedeutung wurden aus Europa von Mauer, Mosbach, Scharzfeld (vgl. bes. Schütt 1969), Vértesszöllös (Janossy 1969), Petralona (Sickenberg 1971), und, mit unsicherer Datierung, aus der Dechenhöhle im Sauerland (Dietrich 1968), in Afrika von Ternifine, Olduvai, Bolt's Farm, Kromdraai und Swartkrans, (vgl. Zusammenstellung bei Hemmer 1967 c) beschrieben. Die Zugehörigkeit südafrikanischer Reste („*Felis shawi*" Broom) von den *Australopithecus*-Fundstellen Kromdraai und Swartkrans zu *Panthero leo* wurde hierbei sowohl von Kurten (1960) als auch vom Verfasser (Hemmer 1967 c) festgestellt. Von sämtlichen bisher absolut bzw. relativ gut datierbaren Funden ist eine Mandibel aus dem oberen Bed II von Olduvai zweifelsohne der älteste, dem die südafrikanischen allerdings zeitparallel sein mögen (zum Problem der Datierung jener Fundorte vgl. Oakley 1968, Wright & Skaryd 1972, Hemmer 1973, Maier 1973, Howells 1973). Während nämlich Bed II und III von Olduvai nach geomagnetischen Polaritätsmessungen älter als die auf etwa 700 000 Jahre datierte Grenze zwischen der Matuyama- und der Brunhes-Epoche sind (Leakey 1971), sind Mauer und die Mosbacher Hauptfauna entsprechenden paläomagnetischen Daten zufolge jünger (Koci, Schirmer & Brunnacker 1973). Aus möglicherweise spät-altpleistozänen Ablagerungen mit dem Tiraspol-Komplex nahestehender Fauna ist der Löwe ferner im äußersten Nordosten Sibiriens, in der Kolyma-Region, belegt (Vangengeim & Sher 1970, Vereshchagin 1971 b). Wohl ähnlichen Alters ist die klassische Fauna von Choukoutien, Loc. 1, aus welcher Pei (1934) unter dem Namen *Felis youngi* das Mandibelfragment einer Pantherkatze beschreibt, das seiner Feststellung nach unmittelbar mit Resten des jungpleistozänen nordamerikanischen Löwen (vgl. 4.3) vergleichbar ist. Harington (1969) hält dementsprechend eine Zugehörigkeit zur Höhlenlöwengruppe für möglich.

4.1.2 Einzelmerkmale

4.1.2.1 Schädelmerkmale

Literatur:

Fast vollständige Schädel altpleistozäner Löwen sind aus Mauer bei Heidelberg und aus der Höhle von Petralona in Griechenland erhalten, deren wahre chronologische Stellung erst in jüngster Zeit erkannt wurde (Sickenberg 1971). Nach der vergleichenden Bearbeitung des außerordentlich großen Schädels von Mauer durch Wurm (1912) stimmt dieser in den meisten Merkmalen mit rezenten Löwen überein, weicht aber durch den Bau seiner Temporalregion sowohl von jenen als auch von jungpleistozänen europäischen Löwen ab. Der temporale Teil der Frontalia erscheint länger als bei einem von Wurm verglichenen rezenten Löwenschädel, die Fronto-Parietal-Naht ist weit nach hinten gerückt, wie es auch beim Tiger der Fall ist. Außerdem ist die Einschnürung in der Temporalregion viel stärker als bei verglichenen rezenten und jungpleistozänen Löwen. Wurm (l. c.) stellt fest, „daß infolge der starken Kompression der Temporalregion die Kapazität der vorderen Gehirnhöhle relativ klein ist und dies ist wohl das auffälligste Merkmal, das den Maurer Schädel vor allen andern mir bekannten diluvialen Löwenschädeln auszeichnet." Über den ebenfalls großen Schädel von Petralona liegen außer einer kurzen Diskussion seiner Subspezieszugehörigkeit durch Sickenberg (1971) noch keine näheren Angaben in der Literatur vor.

Eigene Befunde:

Die eigene Anschauung des Schädels von Mauer bestätigt die Wurmsche Feststellung des grundsätzlichen Löwencharakters. Die starke Kompression der Temporalregion erweist sich im Allometriediagramm Postorbitalbreite / Interorbitalbreite (Abb. 16, vgl. Abb. 5) als in der Fortsetzung des Grenzbereichs zwischen asiatischen (und Berber-) Löwen und afrikanischen Löwen liegend; eine Entscheidung für die Zugehörigkeit zu einer der beiden Entwicklungsstufen ist für diesen Schädel hiernach also nicht zu treffen. Eine Messung der Hirnschädelkapazität erbrachte nur 180 ccm. Infolge gewisser Konkrementeinlagerungen im Hirnraum ist dieser Wert jedoch zu niedrig; der für die entsprechende Größe jenes Schädels auf der unteren Cephalisationsstufe des Löwen (= Stufe auch von Leopard und Jaguar) zu erwartende Wert im Größenbereich um 275 ccm dürfte aber kaum bedeutend übertroffen worden sein. Über den Schädel von Petralona sind in dieser Hinsicht bedauerlicherweise kaum Aussagen möglich, nachdem dem Verfasser lediglich ein Photo in Norma lateralis und wenige Maße vorliegen (freundlicherweise durch Sickenberg zur Verfügung gestellt), ein Nachguß, Photos oder weitere Informationen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Thessaloniki aber nicht zu erhalten waren. Lediglich die offenbar ursprünglich sehr hohe Crista sagittalis spricht gleichfalls für eine relativ geringe Hirngröße.

Der von Wurm (1912) hervorgehobene Unterschied im Bau der Temporalregion zwischen dem Schädel von Mauer und den Schädeln rezenter Löwen, der etwa dem diesbezüglichen Unterschied zwischen Löwe und Tiger entspricht, wurde von Torre (1967) und Ficcarelli & Torre (1968) in verschiedenen Diagrammen als Trennmerkmal zwischen dem rezenten Löwen auf der einen und den Arten Leopard, Jaguar und Tiger auf der anderen Seite dargelegt. Die durch Einsetzen der Maße des Schädels von Mauer in die Regressionsgleichungen von Torre zu findenden Verhältnisse deuten auf eine zwischen derjenigen rezenter Löwen auf der einen und derjenigen der anderen *Panthera*-Arten auf der anderen Seite liegende Proportionierung dieses Schädels. Eine Eintragung der Maße in die Allometriediagramme von Ficcarelli & Torre führt zu einem ähnlichen Ergebnis, indem sie nahe den Verlängerungen der Allometrieachsen von Leopard und Jaguar zu liegen kommen. Der Schädel von Petralona zeigt im Vergleich der Schädelumrisse (Abb. 13) gleichfalls eine geringere Rückwärtsverlagerung der Proc. postorbitales, als es bei jungpleistozänen und rezenten Löwen der Fall ist. Damit ist diese Entwicklung im Laufe der intraspezifischen Evolution von *Panthera leo* zu suchen, altpleistozäne europäische Löwen besitzen diesbezüglich offenbar ein Primitivmerkmal (cf. Hemmer 1971 b).

Bezüglich der für rezente Löwen verglichenen Indizes liegt der Schädel von Mauer in allen Fällen innerhalb der Rezentvariationsbreite. Der Jochbogenbreitenindex deutet mit dem Wert 71 eine relativ geringe Breitenentwicklung an, der Interorbitalbreitenindex beträgt 23,5, der Mastoidbreitenindex 42, der Gesamtlängenindex 111,5 (vgl. 3.2.7).

Die Processus postorbitales der Frontalia entsprechen beim Schädel von Mauer durch ihre geringer abgestumpfte Form mehr denjenigen rezenter als denen jungpleistozäner europäischer Löwen. Die Form des aboralen

Abb. 13: Vergleichende Darstellung des Schädelumrisses des Löwen von Petralona (dicke Linie, n. Foto v. Sickenberg) und jungpleistozäner eurasiatischer und nordamerikanischer Löwen (dünne Linien, n. Meriam & Stock 1932). Zu beachten die relative Lage des Proc. postorbitalis des Frontale.

Gaumenrandes, die Vereshchagin (1971 a, b) als für den Höhlenlöwen kennzeichnend herausstellt, ist infolge von Zerstörungen an dieser Stelle nicht mehr feststellbar.

Insgesamt scheint der altpleistozäne europäische Löwe demnach eher auf dem unteren als auf dem oberen Cephalisationsniveau der Art *Panthera leo* zu stehen und hebt sich von allen rezenten Formen durch die im Vergleich zu den anderen *Panthera*-Arten als ursprünglich zu bewertende geringere Rückwärtsverlagerung der Stirnpartie des Schädels ab.

4.1.2.2 Unterkiefermerkmale

Literatur

Von Reichenau (1906) kann bei einigen altpleistozänen Unterkieferstücken von Mauer und Mosbach im Gegensatz zu Unterkiefern des Höhlenlöwen keine deutlichen Unterschiede gegenüber rezenten Löwen feststellen. Der Processus angularis entspricht demjenigen letzterer, der Processus coronoideus ragt nach hinten nicht über den Condylus hinaus. Auch Dietrich (1968) findet an einem Unterkiefer aus Mosbach keine Besonderheiten gegenüber rezenten Löwen. Ein Kiefer aus der Dechenhöhle (Sauerland), der nach Dietrich (l. c.) ebenfalls aus dem Altpleistozän stammen könnte, fällt durch seinen sehr niedrigen Corpus auf.

Eine Mandibel aus Olduvai bed II wird von Ewer (1965) aufgrund des Verlaufes ihres Unterrandes in die Nähe des Tigers gestellt: „in the tiger and in the fossil specimen the lower border is concave and from the point below P_4 the margin descends to form the angular process." Petter (1973) mißt hingegen diesem Merkmal keine systematische Bedeutung zu.

Eigene Befunde:

Die relative Diastemalänge und die relative Höhe des Kiefers sind bei altpleistozänen europäischen Löwen in bezug auf die Gesamtlänge der Mandibel nicht unmittelbar erfaßbar, da vollständig erhaltene Unterkiefer fehlen. Gleiches gilt für die von Torre (1967) als *Panthera leo* von den anderen *Panthera*-Arten unterscheidend beschriebene relative Größe des Proc. coronoideus. Die Rami wirken besonders im Symphysenteil relativ etwas massiger als bei den meisten rezenten Formen. Soweit sich die Länge eines Unterkiefers aus den Mosbacher Sanden (Museum Mainz) etwa rekonstruieren läßt, ergibt sich für dieses Stück ein Ramushöhenindex (Höhe vor P_3 bezogen auf die Mandibellänge) um 20. Der Mittelwert einer Serie rezenter ostafrikanischer Löwen (Museum München) liegt demgegenüber tiefer ($M = 18$, $s = \pm 1$), die Variationsbreite schließt den genannten Wert aber ein. Auch die Mandibel aus der Dechenhöhle, für die Dietrich (1968) eine neue Subspezies aufstellt und die eventuell altpleistozänen Alters ist, fällt mit Ramushöhe und Diastemalänge in die rezente Variationsbreite.

Der Unterkiefer von Olduvai gleicht in seiner Gesamtgestalt einigen der Mosbacher Mandibeln (Tafel XI), wobei sich die von Ewer (1965) als tigrin angenommene Form des Unterrandes hier wiederfindet. Nach den aus dem Leakeyschen (1965) Photo zu schätzenden Maßen liegen die relative Ramushöhe und die Diastemalänge der Mandibel von Olduvai innerhalb der Variationsbreite rezenter Löwen. Eine Abtrennung nach Merkmalen des Unterkiefers von den europäischen altpleistozänen Löwen ist demnach nicht, von den rezenten kaum möglich.

4.1.2.3 Gebißmerkmale

Literatur:

Ein P^4 aus Mauer ist nach von Reichenau (1906) „verhältnismäßig kurz und breit". Wurm (1912) erwähnt an den P^4 des Schädels von Mauer besonders die Andeutung eines Ectoparastyls. Freudenberg (1914) stellt am P^4 die relativ niedrigen Höcker als Sondermerkmal heraus. Kurten (1960) findet, daß bei den altpleistozänen europäischen Löwen der P^3 und der M_1 relativ breiter sind als bei den jungpleistozänen und rezenten Löwen. Nach Dietrich (1968) sind die Zähne der Mosbacher Löwen „etwas kräftiger, das heißt voluminöser bei gleicher Länge"; der P_3 sei im Vergleich dazu bei den rezenten Formen reduziert. Schütt (1969) weist nach, daß die altpleistozänen gegenüber den jungpleistozänen europäischen Löwen einen relativ kürzeren Metacon und relativ längeren Paracon (zur Benennung des P^4-Haupthöckers als „Paracon" anstelle von „Protocon" vgl. Schütt 1969) am P^4, breiteren und höheren M_1 (sowohl die Höhe der Höcker als auch der Kerbe betreffend) und gegenüber dem M_1 relativ längeren P_4 besitzen. Janossy (1969) findet schließlich bei den altpleistozänen europäischen Löwen den jungpleistozänen gegenüber relativ zur Breite größere Eckzahnlänge.

Broom (1948) beschreibt von Sterkfontein oder Bolt's Farm (Südafrika) einen oberen Canin seiner enormen Größe und seines Querschnittes wegen als zu einer eigenen Art, *„Felis shawi"*, gehörig. Von Swartkrans und Kromdraai publiziert Ewer (1956) Gebißreste des Löwen. Der P_4 von Swartkrans ist gegenüber *Panthera leo krugeri* relativ erheblich breiter, wobei das Hypoconid lingual nicht schräg zum Cingulum abfällt, sondern aus einer fast horizontalen Fläche am lingual-aboralen Rand des Zahnes aufsteigt. Der P^4 von Kromdraai hat einen stärkeren Paracon und damit auch eine größere Breite als der P^4 der verglichenen rezenten südafrikanischen Löwen. Der P^3 ist länger als bei letzteren und besitzt einen nur sehr schwachen Parastyl. Der P_3 soll sich durch große hintere Breite auszeichnen, während der M_1 in die Variationsbreite rezenter Löwen falle.

Eine Nachprüfung dieser Unterschiede durch Kurten (1960) ergibt, daß der P^3 von Kromdraai seiner absoluten Größe und seiner Längen-Breiten-Relation nach sehr wohl zur Reihe der rezenten und jungpleistozänen Löwen gehören kann, während der P^3 altpleistozäner europäischer

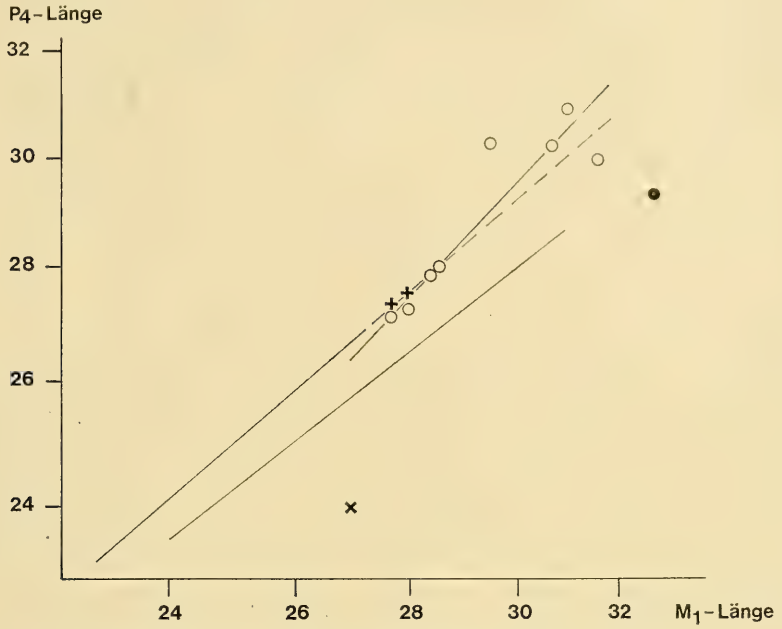


Abb. 14: Allometriediagramm P_4-Länge/M_1-Länge für altpleistozäne Löwen (○ = Mitteleuropa, ● = Petralona, + = Olduvai, × = Südafrika); Hauptachse altpleistozäner europäischer Löwen im Vergleich zu den Achsen rezenter ostafrikanischer und asiatischer Löwen (n. Abb. 7).

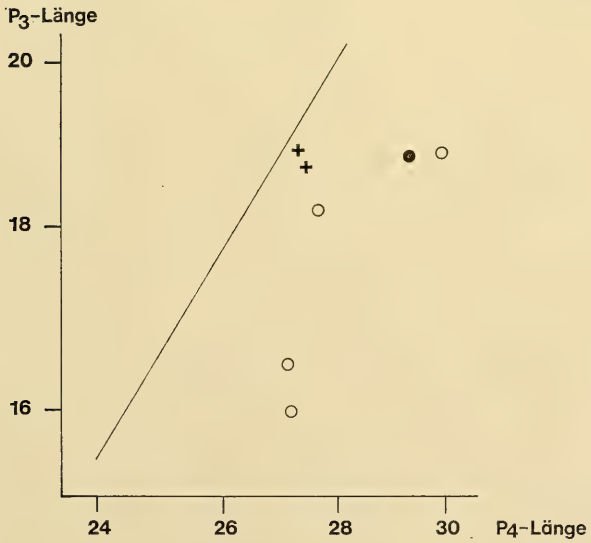


Abb. 15: Allometriediagramm P_3-Länge/P_4-Länge für altpleistozäne Löwen. Zeichenerklärung entspr. Abb. 14; vergleichsweise eingetragen Hauptachse für rezente ostafrikanische Löwen (n. Abb. 8).

Löwen breiter ist. Ein entsprechend großer Paracon am P^4 findet sich auch bei anderen altpleistozänen Löwen. die Längen-Breiten-Relation des P_3 weicht nicht signifikant vom Arttypischen ab. Die größere Breite des P_4 läßt Kurten als Subspezies-Merkmal gelten. Die Längen-Breiten-Relation des M_1 entspricht derjenigen jungpleistozäner und rezenter Löwen. In einer früheren Arbeit (Hemmer 1967 c) belegt der Verfasser Übergänge zu den von Broom (1948) und Ewer (1956) beschriebenen Merkmalen am Canin und am P_4 bei rezenten Löwen.

Eigene Befunde:

Aus dem Allometriediagramm P_4-Länge / M_1-Länge (Abb. 14) geht hervor, daß die altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen, denen sich der Löwe von Olduvai anschließt, wie die rezenten asiatischen Löwen einen relativ kurzen unteren Molar besitzen. Demgegenüber fällt ein Fund von Swartkrans durch seine relativ große M_1-Länge bzw. relativ geringe P^4-Länge heraus, liegt aber in der Variationsbreite rezenter afrikanischer Löwen (vgl. Abb. 7). Auch ein Löwengebiß von Petralona zeichnet sich durch einen relativ langen M_1 aus.

Wie das Allometriediagramm P_3-Länge / P_4-Länge (Abb. 15, vgl. Abb. 8) zeigt, unterscheiden sich die altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen von den rezenten Formen durch die relative Kürze des P_3. Auch der Löwe von Petralona besitzt dieses Merkmal, während sich der Löwe von Olduvai hierin durchaus den Verhältnissen rezenter afrikanischer Löwen zuordnen läßt.

Während sich die unteren Molaren der Löwen aus den Mosbacher Sanden und von Mauer durch eine sehr große Breite auszeichnen, wie es Schütt (1969) feststellte, ist dies bei einem M_1 aus Vértesszöllös in geringerem Maße der Fall. Dieser Zahn fällt in seiner relativen Kerbsattelhöhe aus der Variationsbreite jener Löwen heraus und entspricht darin genauso besser jungpleistozänen europäischen Löwen, wie es auch für seine relative Paraconidlänge gilt. Hingegen zeichnet er sich durch eine relativ größere Protoconidhöhe als die beiden alt- und jungpleistozänen Vergleichsserien aus (Tab. 3). Die von Schütt (1969) für mitteleuropäische Löwen des Altpleistozäns als charakteristisch beschriebene Zackenbildung des Schmelzrandes labial und lingual unter der Protoconidspitze tritt bei jenem Molar von Vértesszöllös nur in flacher Form labial auf. Durch Sickenberg genommene Längen- und Breitenmaße eines M_1 von Petralona zeigen einen unverhältnismäßig schlanken Bau, der in dieser Weise bei keinem anderen dem Verfasser bekannten rezenten oder fossilen Löwen auftritt und wohl als Ausnahmesituation zu bewerten ist. Nachdem dieser Unterkiefer auch hinsichtlich seiner P_4 / M_1-Längenrelation (Abb. 14) von den anderen altpleistozänen europäischen Löwen stark abweicht, ist die Ursache jener Proportionsveränderung wohl in einer überstarken Streckung des Molaren zu suchen. Einen ebenfalls, wenn auch nicht in gleichem Maße, langen und relativ schlanken Molar besitzt den Maßan-

Tabelle 3: Maße und Indizes am M_1 altpleistozäner Löwen (Indizes auf 0,5 gerundet), im Vergleich zu solchen jungpleistozäner mitteleuropäischer *(Panthera leo spelaea)* und rezenter afrikanischer Löwen.

	Vértesszöllös (Coll. von Koenigswald)	Petralona (n. Sickenberg)	Olduvai Bed II (n. Ewer 1965)		Swartkrans (n. Ewer 1956)		Kromdraai (n. Ewer 1956)
1. Gesamtlänge	28,7	32,7	27,7	27,9	27,0	25,4	30,5
2. Protoconidlänge	17,5	—	—	—	—	—	—
3. Protoconidlänge in % 1)	61	—	—	—	—	—	—
4. Paraconidlänge	15,5	—	—	—	—	—	—
5. Paraconidlänge in % 1)	53	—	—	—	—	—	—
6. Paraconidlänge in % 2)	88,5	—	—	—	—	—	—
7. maximale Breite	15,5	13,5	14,7	14,7	13,8	ca. 14	14,6
8. maximale Breite in % 1)	53	41,5	53	52,5	51	ca. 55	48
9. Protoconidhöhe	18,0	—	—	—	—	—	—
10. Protoconidhöhe in % 1)	63	—	—	—	—	—	—
11. Protoconidhöhe in % 2)	103	—	—	—	—	—	—
12. Paraconidhöhe	15+	—	—	—	—	—	—
13. Paraconidhöhe in % 1)	52+	—	—	—	—	—	—
14. Paraconidhöhe in % 4)	97+	—	—	—	—	—	—
15. Paraconidhöhe in % 9)	83+	—	—	—	—	—	—
16. Kerbsattelhöhe	9,0	—	—	—	—	—	—
17. Kerbsattelhöhe in % 1)	31	—	—	—	—	—	—
18. Kerbsattelhöhe in % 7)	58	—	—	—	—	—	—

	Mosbach, Mauer (n = 5) (n. Schütt 1969)		*P. leo spelaea* (n = 21) (n. Schütt 1969)		*P. leo*, Afrika, rezent (n. Kabitzsch aus Schütt 1969)	
	M	V	M	V	M	V
1. Gesamtlänge	30,5	28,4 — 32,9	29,0	26,4 — 31,7	26,5	22,5 — 32,5
2. Protoconidlänge	18,8	17 — 19,4	17,4	15,7 — 19,7	15,5	13,5 — 18,5
3. Protoconidlänge in % 1)	61,5	59 — 63,5	60	56,5 — 61,5	59	54,5 — 64
4. Paraconidlänge	16,8	15,5 — 18,8	15,4	13,5 — 17,3	14,0	11,0 — 17,5
5. Paraconidlänge in % 1)	55	53,5 — 57	53,5	50 — 57,5	53	47 — 60
6. Paraconidlänge in % 2)	89,5	86 — 97	89	82,5 — 96	89	79 —101,5
7. maximale Breite	16,9	15,5 — 18,6	14,9	13,5 — 17,0	13,0	11,0 — 16,5
8. maximale Breite in % 1)	55,5	53,5 — 56,5	51,5	45,5 — 55,5	50,5	45,5 — 56
9. Protoconidhöhe	17,5	15,8 — 18,6	15,7	14,0 — 18,3	15,0	13,0 — 18,5
10. Protoconidhöhe in % 1)	57	55,5 — 59	54,5	51,5 — 58	58,5	48 — 66
11. Protoconidhöhe in % 2)	93	90 — 96	90	84 — 97	97,5	87,5 —114,5
12. Paraconidhöhe	17,5	16,0 — 18,5	15,4	13,9 — 17,0	14,5	12,0 — 19,5
13. Paraconidhöhe in % 1)	58,5	56,5 — 61	54	51 — 56,5	55,5	49 — 64
14. Paraconidhöhe in % 4)	107	103,5 —110	98	93 —103	104	92,5 —119
15. Paraconidhöhe in % 9)	101	98,5 —105,5	98	93 —100,5	95	83,5 —111,5
16. Kerbsattelhöhe	11,0	10,5 — 12,7	9,1	7,6 — 10,5	7,5	6,0 — 10,5
17. Kerbsattelhöhe in % 1)	36	34 — 38,5	31,5	28 — 35	30	23 — 37,5
18. Kerbsattelhöhe in % 7)	65,5	63,5 — 68,5	61	56 — 68	59,5	47 — 75,5

gaben Vereshchagins (1971 b) zufolge ein möglicherweise spätaltpleistozäner Löwenunterkiefer aus dem nordostsibirischen Kolyma-Gebiet, dem das von Pei (1934) als *Felis youngi* beschriebene Mandibelstück von Choukoutien, Loc. 1, proportionsmäßig nahekommen könnte, wobei letzteres aber einen langen, breiten M_1 trägt. Eine sichere Entscheidung für die Zugehörigkeit dieses Stückes zum Löwen ist nach dem Verlust des betreffenden Choukoutien-Materials im Krieg (Young, schriftl. Mitt.) kaum noch zu treffen.

Die Molaren der afrikanischen Löwenfunde von Olduvai, Swartkrans und Kromdraai haben im Mittel weit geringere relative Breite als die mitteleuropäischen und lassen sich diesbezüglich rezenten afrikanischen Löwen beiordnen, unter denen sie sich insgesamt am besten den Kaplöwen anschließen (vgl. 3.2.8). Die relativ sehr große Breite eines P_4 von Swartkrans liegt mit einem Indexwert von ca. 56,5 noch in der Variation rezenter afrikanischer Löwen (vgl. Schütt 1969, Tab. 4), und spricht im Hinblick auf die Lage des betreffenden Gebisses im P_4-/M_1-Längendiagramm (Abb. 14) für eine relative Kürze des P_4. Auch die sehr große relative Breite eines P_3 von Kromdraai überschreitet die Rezentvariation afrikanischer Löwen nicht.

Die Formverhältnisse am P^4 sind von Schütt (1969) ausführlich besprochen und bedürfen keiner neuerlichen Erörterung. Die relative Länge des Metacons steht in funktioneller Beziehung zur Länge des M_1; beides kann als einheitlicher Merkmalskomplex angesehen werden. Die Feststellung eines relativ großen Paracons am P^4 von Kromdraai fügt diesen Zahn in die Reihe der altpleistozänen europäischen Reißzähne ein und spricht damit gleichzeitig für einen relativ kurzen M_1, wie ihn auch der Löwe von Olduvai besitzt. Die bei den altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen sehr große relative P^3-Breite (Kurten 1960, Schütt 1969) findet sich bei einem Zahn von Kromdraai nicht, der sich hierin den Verhältnissen bei rezenten afrikanischen Löwen anschließt.

4.1.2.4 Größe

Nach den Mittelwerten der Zahnlängen und dem Vergleich der Extremitätenknochen kommt Schütt (1969) zu dem Ergebnis, daß die altpleistozänen Löwen Mitteleuropas im Mittel etwa 4 % größer als jungpleistozäne und 14 % größer als rezente Löwen (hauptsächlich ostafrikanischer Herkunft, Zahnmaße nach Kabitzsch) waren.

Nach den aus den Mosbacher Sanden und von Mauer und Scharzfeld vorliegenden Skelettresten schätzen Hemmer & Schütt (1970) über die zwischen Knochengrößen des postkranialen Skeletts und der Schädelgröße bestehenden Korrelationen die Condylobasallängen und über diese wiederum die Kopfrumpflängen der betreffenden Tiere und erhalten hierfür Werte im Bereich zwischen 160 und 260 cm, wobei die Löwenpopulation der Mosbacher Sande, ähnlich, wie es bei rezenten südafrikanischen Löwen der

Fall zu sein scheint (vgl. 3.2.6), offenbar zwei verschiedene Größenvarianten enthielt. Die hieraus zu erwartenden Gesamtlängen (Körper + Schwanz) umfassen den Bereich von 250—400 cm; in der Häufigkeitsverteilung liegen zwei, wohl ♀♀ und ♂♂ repräsentierende Gipfel bei Kopfrumpflängen von um 210 und 230 cm, dementsprechend bei Gesamtlängen um 330 und um 360 cm. Für den Schädel und zwei Humerusfragmente von Petralona-Löwen erschließt Sickenberg (1971) nach der Berechnungsmethode von Hemmer & Schütt (1970) Körperlängen um 200 cm.

Ein möglicherweise altpleistozäner Unterkiefer aus Ost-Sibirien (Kolyma; Maße n. Vereshchagin 1971 b) läßt sich einem Tier von etwa 175 cm Kopfrumpflänge zuordnen. Die Größenvariationsbreite der altpleistozänen afrikanischen Löwen reichte wohl bis etwa in den gleichen Bereich wie diejenige der europäischen. So nähert sich der von Broom (1948) als Holotypus von *„Felis shawi"* beschriebene Canin mit einer Länge von 31 mm und einer Breite von 24 mm an der Kronenbasis dem Canin des Schädels von Mauer, dessen Länge 34 und dessen Breite 25 mm beträgt (Wurm 1912). Der P^3 dieses Schädels (Länge 29,3 mm) findet seine Entsprechung im P^3 von Kromdraai (29,0 mm/Ewer 1956). Die Molarenlänge (25,4—30,5 mm: Swartkrans, Kromdraai und Olduvai/Ewer 1956 und 1965) verweist allerdings für die altpleistozänen afrikanischen Löwenfunden auf im Mittel geringere Größen als diejenigen der europäischen (27,8 bis 32,9 mm/von Reichenau 1906, Schütt 1969 b, eigene Messungen).

4.1.3 Systematische Stellung

Die altpleistozänen Löwen lassen sich vorläufig nur ihren Gebißmerkmalen nach mit Vorbehalt in zwei Gruppen aufteilen, nämlich die mitteleuropäische und die afrikanische. Letztere hat dem wenigen bisher beschriebenen Material zufolge nicht die übergroße Breitenentwicklung des M_1 und des P^3 und die relative Kürze des P_3 der ersteren und vermittelt damit zu den rezenten afrikanischen Löwen. Bei einer taxionomischen Behandlung als eigene Subspezies hätte sie den Namen *Panthera leo shawi* zu tragen.

Panthera leo shawi (Broom, 1948)
(Altpleistozäner afrikanischer Löwe)

Synonyma:

1942 *Leo* sp. Dietrich, Palaeontographica **94,** Abt. A. Olduvai.

1948 *Felis shawi.* Broom, Ann. Transvaal Mus. **21,** 1. Sterkfontein (extension site) oder Bolt's Farm.

1956 ? *Panthera shawi* (Broom). Ewer, Proc. Zool. Soc. London, 126. Kromdraai.

1960 *P. leo shawi.* Kurten, Stockholm Contrib. in Geol. **6:** 9—22. Transvaal.

1965 *Panthera* sp. Ewer, Carnivora, in: Leakey, Olduvai Gorge 1951 bis 1961, 1. Olduvai.

1965 *Felis* cf. *tigris.* Leakey, Olduvai Gorge 1951—1961, 1, Tafel 14. Olduvai.

1968 *Panthera* cf. *toscana* Schaub. Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, **3:** 323—366. Olduvai. ? zugehörig.

Ob sich den mitteleuropäischen Löwen die Funde von Vértesszöllös und Petralona infolge gewisser Unterschiede im Gebißbau (vgl. oben) taxionomisch noch anschließen lassen, kann anhand des bislang studierten Materials noch nicht entschieden werden. Möglicherweise leiten diese zu den nordostasiatischen Löwen über, zu deren näherer Beurteilung vorläufig unsere Kenntnis noch kaum ausreicht.

Panthera leo fossilis (von Reichenau, 1906)
(Altpleistozäner mitteleuropäischer Löwe)

Synonyma:

1906 *Felis leo fossilis.* Von Reichenau, Abh. Großherzogl. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt, **4:** 189—313. Mosbach und Mauer, Deutschland.

1914 *Felis leo* var. *Wurmi.* Freudenberg, Geol. Paläontol. Abh., NF, **12:** 455—670. Mauer.

1907 *Felis leo* (var. *spelaea).* Portis, Boll. Soc. Geol. Italiana, 26. Rom. zugehörig?

1929 *Leo leo spelaeus.* Kretzoi, Felida-Tanulmányok. partim.

1962 *P. (L.) leo mosbachensis.* Dietrich, Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, **31:** 382—384. Mosbach.

1963 *Panthera (Leo) leo fossils* (Wurm). Toepfer, Tierwelt des Eiszeitalters.

1968 *Panthera (Leo) leo mosbachensis* Dietrich 1962. Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, **3:** 323—366. Mosbach.

1968 *Panthera (Leo) leo brachygnathus.* Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, **3:** 323—366. Dechenhöhle (Sauerland). Stratigraphisch unsicher.

1969 *Leo spelaeus wurmi.* Janossy, Ber. dtsch. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläontol. **14:** 573—643. Vértesszöllös, Stránská skála, Mauer, Lunel-Viel. partim?

Insgesamt gesehen scheinen die altpleistozänen Löwen, soweit es für europäische Funde zu beurteilen ist, der unteren der beiden bei rezenten Löwen gefundenen Cephalisationsstufen anzugehören; im Bau der Stirnpartie weisen jene ein Primitivmerkmal auf, das den Anschluß an die betreffenden Verhältnisse bei den anderen Arten des Subgenus *Panthera* herstellt.

4.2 Die Löwen des Mittelpleistozäns

4.2.1 Allgemeines

Löwenfunde sind aus dem Mittelpleistozän (Upper Middle Pleistocene der angelsächsischen Literatur) bislang weniger häufig als aus dem Jungpleistozän und meist auch nur ungenügend beschrieben, so daß kaum Vergleichsdaten zur Verfügung stehen.

Die Verbreitung des Löwen im Mittelpleistozän dürfte im großen und ganzen derjenigen im Jungpleistozän entsprochen haben. Fossilreste liegen aus West-, Mittel- und Osteuropa, aus Sibirien und aus Nord-, Ost- und Südafrika vor. Vergleiche mit den rezenten und jungpleistozänen Formen sind nur für einige europäische Funde möglich, für die nähere Angaben publiziert sind.

4.2.2 Die Einzelmerkmale

4.2.2.1 Schädelmerkmale

Ein Löwenschädel aus Steinheim aus dem Mindel-Riß-Interglazial soll sich gegenüber dem jungpleistozänen Höhlenlöwenschädel „durch seine schlanke und kurze sowie verhältnismäßig niedere Form" (Berckheimer 1927, zit. n. Dietrich 1968) auszeichnen. Bedauerlicherweise war es bislang nicht möglich, von Adam, der diesen Fund laut Schütt (1969) in Bearbeitung hat, nähere Angaben über den Schädel zu erhalten. Die nach dem Photo eines Schädelteiles aus Sarepta (Wolga) (Riabinin 1919) zu schätzende Relation Postorbitalbreite / Interorbitalbreite dürfte in den Bereich rezenter asiatischer Löwen fallen und damit die untere Cephalisationsstufe von *Panthera leo* andeuten. Bei einem Stirnstück eines Löwen aus wohl spät-interglazialen (Mindel-Riß) Ablagerungen bei Körbisdorf, das von Dietrich (1968) beschrieben wird, dürften die Verhältnisse in der Temporalregion hingegen eher denjenigen bei *Panthera leo spelaea* (vgl. unten, 4.3.2.1) entsprechen, da die „Konstriktion an der frontoparietalen Naht" noch geringer ist als bei einem rezenten Löwen, mit dem Dietrich (l. c.) das Stück vergleicht.

4.2.2.2 Gebißmerkmale

Saint-Perier (1922) beschreibt einen außerordentlich großen M_1 eines Löwen aus Montmaurin. Die Schicht dieser Fundstelle wird von Vallois (1957, zit. n. Arambourg 1963) und Howell (1960) in das Mindel-Riß-Interglazial oder in ein Interstadial des Riß-Glazials datiert, während Bonifay (1973) sie an den Beginn des Mindel-Glazials, also noch

in das Altpleistozän stellt. Die Maße des Molars und eines Canins übertreffen nach Saint-Perier (l. c.) alle zuvor für westeuropäische Höhlenlöwen publizierten Werte. Der Molar soll sich ferner gegenüber verglichenen Reißzähnen fossiler Löwen durch seine größere Plumpheit, seine größere Breite auszeichnen. Damit dürfte er dem Molaren der altpleistozänen *Panthera leo fossilis* anzuordnen sein. Ein Mandibelrest aus der Dnjeprregion entspricht in seinen Gebißproportionen (n. Vereshchagin 1971 b) vollkommen jungpleistozänen Funden des gleichen Raumes (vgl. 4.3.2.4; Mitbehandlung in Abb. 17, 18).

4.2.3 Systematische Stellung

Aus den wenigen verwertbaren Daten über mittelpleistozäne Löwen läßt sich kein zuverlässiges Bild über ihre systematische Stellung und ihre taxionomische Behandlung gewinnen. Eine Interpretation der besprochenen Reste als aus Misch- oder Übergangspopulationen von den Löwen des Altpleistozäns zu denjenigen des Jungpleistozäns stammend erscheint durchaus wahrscheinlich. Nach den von Bonifay (1971) von Lunel-Viel publizierten Metapodien resultieren den durch Hemmer & Schütt (1970) gegebenen Berechnungsgrundlagen zufolge in 8 Fällen Schätzwerte für die Kopfrumpflänge um 190 cm, während sich in einem Fall ein solcher Wert von 230 cm ergibt, der den Maßen der ♂♂ von *Panthera leo fossilis* entspricht. Ein Femur und eine Ulna aus dem Wolgagebiet lassen auf Körpergrößen von 195—210 cm, entsprechende postkraniale Skelettelemente aus Mittel- und Ostsibirien auf solche von 175—215 cm schließen (Maße n. Vereshchagin 1971 b).

4.3 Die Löwen des Jungpleistozäns

4.3.1 Allgemeines

Das Hauptgewicht der Fossilfunde jungpleistozäner Löwen liegt im Gesamtgebiet der Holarktis. In einer großen Zahl von Publikationen wurde das Problem der europäischen sog. „Höhlenlöwen" diskutiert. Besonders die frühen, aber auch spätere Bearbeiter, die nur wenig Vergleichsmaterial zur Hand hatten, stellten dabei fest, daß die meisten Übereinstimmungen mit Löwenschädeln bestehen, fanden aber auch in einigen Merkmalen Ähnlichkeiten mit dem Tiger, ja sogar mit dem Jaguar (Goldfuss 1810, 1821, Blainville 1843, Gervais 1859, Hilzheimer 1939). Die umfangreiche Einzelknochenanalyse von Dawkins & Sanford (1868) zeigte demgegenüber, daß alle Merkmale des Höhlenlöwenschädels im Variationsbereich rezenter Löwenschädel liegen. Auch die Gegenüberstellung wichtiger Unterscheidungsmerkmale von Löwen- und Tigerschädel durch Boule (1906), der sich später Riabinin (1919) ebenfalls bediente, er-

brachte den Nachweis der Löwennatur von Schädeln großer jungpleistozäner europäischer Pantherkatzen. Andere Autoren bewerteten diese Funde als eigene Art *(„Felis spelaea")* (z. b. Hilzheimer 1924, Friant 1940, Didier 1942, Heller 1953, Kabitzsch 1960), als dem Tiger näherstehende Art (z. B. Ferrant & Friant 1939, Koby 1941, 1942), ja sogar als zwei verschiedene Arten, nämlich Löwe und größere *„Felis spelaea"* (Koby 1942, Dietrich 1968, Rousseau 1971). In den letzten Jahren konnten der Verfasser (Hemmer 1967 c) und daran anschließend Schütt (1969) neuerlich zeigen, daß es sich in allen Fällen um Löwen handelt. Die Abtrennung als eigene Art durch frühere Autoren beruhte vor allem darauf, daß größenabhängige Formänderungen übersehen, die Aussagekraft jungpaläolithischer Darstellungen überschätzt oder diese falsch gedeutet, zu geringes oder einseitig sortiertes rezentes Vergleichsmaterial herangezogen oder ungeeignete statistische Verfahren angewandt wurden (Hemmer 1967 c).

Außerhalb Europas sind jungpleistozäne Löwenreste aus Nord-, Ost- und Südafrika, aus dem Vorderen Orient und aus Ceylon bekannt (Hemmer 1967 c). Reiches Fundmaterial aus dem Gesamtgebiet der Sowjetunion, das vor allem den sibirischen Raum als weiteres Verbreitungsgebiet erschließt, wurde in den letzten Jahren durch die Arbeiten von Vangengeim (1961) und vor allem von Vereshchagin (1969, 1971 a, b) vorgestellt.

Leidy (1853) beschreibt aus Natchez (Mississippi) einen Mandibelteil einer Pantherkatze, die er *„Felis atrox"*, den amerikanischen Löwen, nennt. Dawkins & Sanford (1869) vergleichen diesen Unterkiefer mit europäischen Höhlenlöwenmandibeln und finden ihn in allen von Leidy für abweichend gehaltenen Merkmalen mit einem Kiefer aus der Bleadon-Höhle übereinstimmend. Sie ordnen ihn daher dem Höhlenlöwen zu. Leidy (1873) hält dann ein Oberkieferfragment aus Kalifornien für den Rest eines großen Tigers, dem er den Namen *„Felis imperialis"* gibt. Merriam (1909) studiert einen Schädel einer derartigen Pantherkatze aus den jungpleistozänen Asphaltablagerungen von Rancho La Brea (Los Angeles, Kalifornien) und sieht ihn generell als dem Löwen und Höhlenlöwen ähnlicher als dem Tiger an, findet jedoch verschiedene Unterschiede. Als diagnostische Merkmale beschreibt er relativ sehr große Schnauzenbreite, ziemlich weit aboral liegende Processus postorbitales der Frontalia, kleine Hirnkapsel, kleine Bullae, weiter oral reichender Processus des Ectotympanicum als derjenige des Entotympanicum, hohes und schmales Occiput, hoher und großer Processus coronoideus des Unterkiefers, tiefe, nach vorn bis unter die Mitte des M_1 reichende Fossa masseterica u. a. Freudenberg (1910) stellt völlige Größenübereinstimmung in allen Maßen eines Oberkieferfragments von *„Felis atrox"* aus Mexiko mit dem betreffenden Teil eines Höhlenlöwenschädels aus der Sandford-Hill-Höhle fest. In einer detaillierten Beschreibung der Art, die auf einer großen Serie mehr oder minder vollständiger Schädel und postkranialen Skelettelementen aus Rancho La Brea basiert, übernehmen Merriam & Stock (1932) weitgehend die Diagnose von Merriam (l. c.), fügen aber noch einige bei diesem

fehlende oder unsichere Merkmale hinzu: Nasalia kurz und nicht weiter nach hinten reichend als die Processus frontales der Maxillaria, Fronto-Nasal-Region relativ flach, Stirnpartie länger als beim Löwen, Fronto-Parietal-Sutur fast gerade wie beim afrikanischen Löwen, Foramen infraorbitalis oval, Foramen condyloideum meist vom Foramen lacerum posterior getrennt erscheinend, Processus coronoideus des Unterkiefers in der Regel in der Projektion über den Condylus nach hinten ragend (dazu kurze Gebißbeschreibung). Im Vergleich mit Löwen- und Tigerschädel „the Rancho La Brea species makes a closer approach to the lion than to the tiger. In at least two particulars, namely, shape of the external nasal orifice and extent of the posterior projection of the coronoid process, does *F. atrox* resemble the tiger" (Merriam & Stock, l. c.). Ein Vergleich mit dem Höhlenlöwen zeigt starke Ähnlichkeit der beiden Formen. Der Vergleich mit dem Jaguar erbringt wichtige Ähnlichkeiten zwischen beiden: „the jaguar resembles *F. atrox* in the shape and proportions of the skull, in shape of occiput, and in the important features of the basicranial region." Merriam & Stock (l. c.) sehen danach diese großen amerikanischen Pantherkatzen als Repräsentanten der Gruppe an, aus welcher auch der Jaguar hervorging. Simpson (1941) verschärft später diese Ansicht dahingehend, daß er *„Panthera atrox"* einen Riesenjaguar nennt und ihn mit dem Jaguar in einer Untergattung vereinigt. Phleger (1940) untersucht Schädelallometrien von *Panthera onca, „Panthera atrox"* und *Smilodon californicus* und findet jeweils Proportionsunterschiede. Kabitzsch (1960) vergleicht nach den Abbildungen von Merriam & Stock die Zähne von *„Panthera atrox"* mit den Zähnen von Löwe, Höhlenlöwe, Tiger, Jaguar und Leopard und stellt fest, daß sie einmal denen des Jaguars und Tigers, zum anderen denen des Höhlenlöwen und Löwen ähneln und eine Mittelstellung zwischen diesen einnehmen. Weigel (1961) nennt *„Panthera atrox"* „Steppenjaguar". Kurten (1965) zeigt mittels Allometriediagrammen Proportionsunterschiede am Schädel und am P_4 zwischen *„Panthera atrox"* und *Panthera onca.* Er weist darauf hin, daß die beiden Arten im Habitus sehr verschieden gewesen sein müssen. *„Panthera atrox"* erscheint als Bewohner offener Landschaften, wie es die Umgebung von Rancho La Brea war (Stock 1930), während der Jaguar mehr Waldbewohner ist. Whitmore & Foster (1967) diskutieren einen eventuellen Zusammenhang der Alaska-Population von *„Panthera atrox"* mit den eurasiatischen Populationen von *Panthera leo spelaea* und *Panthera tigris* während des Bestehens der Beringbrücke als breites Übergangsgebiet von eisfreien Zonen Alaskas nach Nordost-Sibirien. Unabhängig voneinander kommen schließlich Vereshchagin (1969, 1971 a, b) und der Verfasser (Hemmer 1971 a, b) zum Schluß der Löwenzugehörigkeit dieser nordamerikanischen Pantherkatze.

Die Differenz, die zwischen der Behandlung von *„Panthera spelaea"* und *„Panthera atrox"* als jeweils eigene Arten durch Vereshchagin oder als Subspezies von *Panthera leo* durch den Verfasser zu bestehen scheint, erweist sich bei näherem Hinsehen als lediglich auf unterschiedlicher ta-

xionomischer Bewertung der Kategorien beruhend, ohne daß jeweils grundsätzlich verschiedene Auffassungen über die Verwandtschaftsverhältnisse zugrunde liegen. Vereshchagin (1971 b) erhebt die Arten *Panthera leo, Panthera pardus* und *Panthera onca,* die vom Verfasser im Subgenus *Panthera* zusammengestellt wurden (Hemmer 1966 c), zu Repräsentanten jeweils eigener Subgenera und ordnet *„Panthera spelaea"* und *„Panthera atrox"*, die er hauptsächlich aus geographischen Gründen spezifisch trennt, seinem Subgenus *Leo* zu. Eine solche taxionomische Behandlung der betreffenden rezenten Arten als Subgenera erscheint in Anbetracht der weitgehenden Bastardierungsfähigkeit dieser Formen untereinander (vgl. Hemmer 1966 c) jedoch unangebracht. Damit müßte auch die Stellung der europäischen und nordamerikanischen Höhlenlöwen auf den Status von Subspezies bzw. höchstens Semispezies reduziert werden, wie es der Verfasser vertritt. Über den Umfang der gegenseitigen Isolation allopatrischer Formen an einer gemeinsamen Verbreitungsgrenze, dessen Kenntnis eine begründete Aussage über diesen Status zuließe, liegen bislang für den jungpleistozänen Löwen der nördlichen Holarktis, für den an mögliche Berührungsstellen mit dem vorder- und südasiatischen Löwen *(Panthera leo persica)* in Griechenland/Kleinasien, im Kaukasusgebiet und im Turanraum zu denken wäre, noch keine aus dem Fossilmaterial gewonnenen Informationen vor.

4.3.2 Die Einzelmerkmale

4.3.2.1 Mähnengestalt

Zu einer Aussage über die Mähnengestalt der jungpleistozänen Löwen ist nur auf dem Weg über die Darstellungen dieser Art in der Kunst des Jungpaläolithikums zu kommen. Nach der Zusammenstellung sämtlicher bekannter Abbildungen großer Katzen in der Eiszeitkunst durch Rousseau (1967) finden sich solche Darstellungen von Spanien bis zum Ural, mit einer Häufung im südwestlichen Frankreich. Zum Versuch einer Deutung können davon allerdings nur sehr wenige, einwandfrei als solche erkennbare Pantherkatzengravierungen aus französischen Stationen herangezogen werden, während die Hauptmasse dieser sog. „Katzen"-zeichnungen und -figuren zweifelhaft bleiben muß. Besonders klare Gravierungen finden sich in den Höhlen Les Trois-Frères und Combarelles (Frankreich). Sie weisen darauf hin, daß diese Löwen wohl insgesamt ziemlich lange und dichte Behaarung besessen haben dürften, wozu die arttypische Schwanzquaste kam, eine Mähne aber nicht oder kaum erkennbar bis höchstens in nicht sehr auffälliger Weise ausgebildet war. Dies braucht nicht zu heißen, daß tatsächlich kaum Mähnenhaarverlängerung an den dafür in Frage kommenden Körperstellen vorkam, da nach der Erfahrung mit schon relativ lang und dicht behaarten rezenten asiatischen und nordafrikanischen Löwen besonders die Bauchmähne und Hinterarmmähne bei sehr langer

Körperbehaarung kaum mehr als besonders abgesetzte Bezirke in Erscheinung treten dürften (vgl. 3.2.1). Eine Zuordnung zu einer der beiden für rezente Löwen gefundenen Mähnenentwicklungsreihen oder die Aufstellung einer eigenen Reihe ist anhand der vorliegenden Darstellungen nicht möglich.

4.3.2.2 Schädelmerkmale

Mehr oder minder vollständig erhaltene Schädel jungpleistozäner Löwen wurden bislang aus Europa, Nordasien und Nordamerika bekannt. Für die anderen Teile des Verbreitungsgebietes muß der Vergleich mit den rezenten Formen vorläufig auf Kiefer- und Zahnmerkmale beschränkt bleiben.

Von primärem Interesse erscheint die Erfassung der Cephalisationshöhe, für die der Verfasser (Hemmer 1971 a) nach Werten bei Merriam & Stock (1932) bei den nordamerikanischen Löwen eine noch höhere Stufe als bei den rezenten afrikanischen Löwen wahrscheinlich machen konnte. Nachdem für europäische und nordasiatische Löwen des Jungpleistozäns

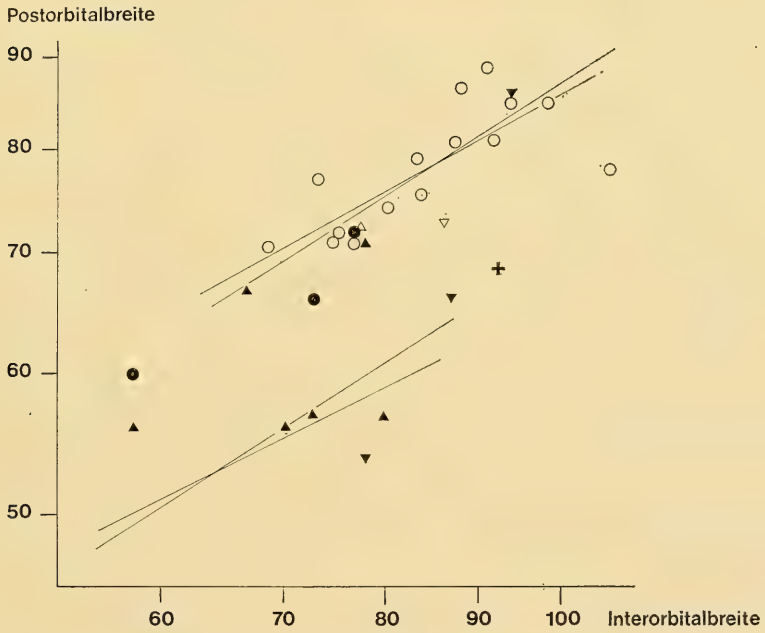


Abb. 16: Allometriediagramm Postorbitalbreite/Interorbitalbreite für jungpleistozäne eurasiatische und amerikanische Löwen (○ = *P. leo atrox*, Rancho la Brea, △= desgl., Florida, △ = desgl., Alaska, ● = *P. leo* ssp., Sibirien, ▲ = *P. leo spelaea*, Osteuropa, ▼ = desgl., Mitteleuropa); eingetragen Hauptachsen und reduzierte Hauptachsen für *P. leo atrox* (oben) und rezente indische Löwen (unten, n. Abb. 5). Zum Vergleich: + = altpleistozäner Schädel von Mauer.

Messungen des Hirnraumes selbst noch ausstehen, sind Anhaltspunkte aus der relativen Postorbitalbreite zu erhalten, die locker mit der Hirnkapazität korreliert. Es zeigt sich (Abb. 16), daß sibirische Löwen hierin der Stufe der nordamerikanischen zugeordnet erscheinen, während sich bei europäischen Höhlenlöwen eine außerordentlich hohe Variabilität dieses Merkmals findet, die sich für osteuropäische Individuen in einem Korrelationskoeffizienten für die Beziehung Postorbitalbreite / Interorbitalbreite von nur 0,27 gegenüber 0,73 bei der nordamerikanischen Serie ausdrückt. Während sich einige dieser Schädel durchaus dem Streuungsbereich der amerikanischen Löwen bzw. dessen Verlängerung zu geringeren absoluten Werten hin eingliedern (Desna, Binagady/Kaukasus, Repolusthöhle, n. Abbildung wohl auch Sandford Hill Cave), liegen andere ganz im Bereich rezenter asiatischer Löwen, also im Bereich der unteren Cephalisationsstufe (S-Karpaten, Don, Wolga, Pegnitz-Weidelwang, Repolusthöhle, n. Abbildung möglicherweise auch Hutton Cave). Dieser Befund ist mit der Annahme autochthoner, zu der entsprechenden Evolution bei den afrikanischen Löwen paralleler Entstehung der höheren Entwicklungsstufe in einer vielleicht mittelpleistozänen Löwenpopulation des sibirisch-nordamerikanischen Raumes interpretierbar, wobei eine spätere Ausbreitung dieses Merkmals in die diesbezüglich auf der ursprünglichen Stufe stehenden europäischen Populationen das zu beobachtende Bild erhöhter Variabilität zur Folge haben konnte.

Die Indizes der Gesamtschädellänge, der Jochbogenbreite, der Interorbitalbreite und der Mastoidbreite entsprechen bei der *P. leo atrox*-Population von Rancho La Brea (Maße nach Merriam & Stock 1932) im Mittel ziemlich genau den Werten des altpleistozänen Schädels von Mauer (vgl. oben, 4.1.2.1): (M, s, m) Gesamtlängenindex 111,5, ± 2, ± 0,5; Jochbogenbreitenindex 70,5, ± 3, ± 1; Interorbitalbreitenindex 24,5, ± 1,5, ± 0,5. 3 Löwenschädel aus West- und Mittelsibirien (Maße nach Vereshchagin 1971 b) weichen hiervon durch geringere relative Gesamtlänge (Indexmittel 107, Variation 105,5—107,5, bei *P. leo atrox* 107—115,5) und geringere relative Interorbitalbreite ab (Indexmittel 21,5, Variation 20,5—22, bei *P. leo atrox* 22,5—28,5). Europäische Höhlenlöwen (Maße nach einer Zusammenstellung bei Vereshchagin 1971 b, ergänzt durch Angaben bei Wurm 1912 und eigene Messungen) haben ebenfalls im Mittel etwas geringere relative Gesamtlänge (109,5, ± 2,5, ± 1), aber etwas größere relative Mastoidbreite (Mittel bei n = 3:45, Variation bei *P. leo atrox* 39—45), während die relative Jochbogenbreite (72, ± 4,5, ± 1,5) und die relative Interorbitalbreite (23,5, ± 2, ± 1) etwa mit den Werten der amerikanischen Löwen übereinstimmen.

Die gemeinsamen Schädelmerkmale eurasiatischer und amerikanischer Höhlenlöwen, die diese Gruppe von den rezenten afrikanischen und asiatischen Löwenformen absetzen, werden ausführlich von Vereshchagin (1971 a, b) behandelt. Die teilweise Annäherung besonders bei *P. leo atrox* an Jaguarmerkmale (Merriam & Stock 1932) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß die Entwicklungslinie dieser jungpleistozä-

nen Formen weitgehend eigenständig auf die altpleistozäne Wurzelgruppe des Löwen zurückzuführen sein dürfte (vgl. hierzu Hemmer 1971 b: Jaguar-ähnliche Frühformen des Subgenus *Panthera*, in deren Bereich die Löwenwurzel anzusetzen ist).

4.3.2.3 Unterkiefermerkmale

Literatur:

Dawkins & Sanford (1866) stellen am Unterkiefer der jungpleistozänen englischen Löwen verschiedene Merkmale fest, von denen besonders auch von späteren Autoren immer wieder zwei als den Höhlenlöwen kennzeichnend genannt werden. Es ist dies einerseits die Lage des Processus coronoideus, der in Projektion auf die Unterlage viel weiter hinter den Gelenkfortsatz hinausreichen soll als beim rezenten Löwen, wo er das Gelenk höchstens geringfügig überragen soll, andererseits die Kontur der Symphyse, deren Vorderrand mit der Unterlage einen weit größeren Winkel bildet, als bei den Unterkiefern rezenter Löwen, bei denen die Symphyse nicht so steil steht. Dawkins & Sanford (l. c.) und Hagmann (1899) geben als Symphysenwinkel für letztere 40—51°, für Höhlenlöwen 45—70° an. Von verschiedenen Autoren wird die Ausbildung der Symphyse mit der Entwicklung des Canins in Verbindung gebracht, wonach eine hohe und starke Symphyse von einem starken Eckzahn bedingt werden soll (von Reichenau 1906, Klähn 1923); nach Filhol (1891) stehen wohl allgemein Verkürzung des Kiefers und Ramushöhe in Zusammenhang, wobei letztere größer wird. Dietrich (1968) beschreibt eine Mandibel mit gegenüber rezenten Löwen steiler eingepflanztem Canin, kürzerer Diaphyse, gedrängter Stellung der Zähne, aber höherem Ramus. Unterschiede im Verlauf des Unterrandes der Mandibel sind zwischen rezenten Löwen und Höhlenlöwen infolge der großen Variabilität dieses Merkmals nach von Reichenau (1906) kaum festzustellen. Nur der Processus angularis soll nach diesem Autor beim rezenten Löwen nach hinten, beim Höhlenlöwen nach unten gerichtet sein. Nach Haltenorth (1936) springt der Processus coronoideus am Unterkiefer rezenter Löwen „aboral manchmal über den Processus condyloideus vor, manchmal nicht", während sein weiteres Vorragen beim jungpleistozänen europäischen Löwen von Boule (1906) und von Reichenau (1906) beschrieben wird. Diese Projektion des Processus coronoideus hinter den Condylus wird von Merriam & Stock (1932) als ein Merkmal betrachtet, in welchem die amerikanischen Löwen dem Tiger ähneln.

Eigene Befunde:

Zwischen der Höhe des Unterkiefers vor P_3 und der Länge des Diastemas besteht bei rezenten ostafrikanischen Löwen, die als Vergleichsserie ausgewählt wurden (Museum München), eine äußerst schwache, nur auf

dem 10%-Niveau als Tendenz wahrscheinliche Korrelation ($r = 0{,}28$, $n = 36$), während die Werte europäischer Höhlenlöwen völlig regellos streuen. Eine zwar signifikante, aber nicht hohe Korrelation ($r = 0{,}51$, $n = 36$) findet sich zwischen der Unterkieferlänge und der Diastemalänge der rezenten Serie, während Einzelwerte europäischer Höhlenlöwen auch hier sehr stark streuen, im Mittel aber zu etwas geringeren relativen Diastemalängen transponiert erscheinen. Eine klarere Trennung resultiert aus der Relation Ramushöhe vor P_3 / Unterkieferlänge, für die ein Ramushöhenindex gebildet werden kann (vgl. 4.1.2.2). Nachdem für eine rezente ostafrikanische Vergleichsserie ein Mittelwert von 18 ($s = \pm 1$, Variationsbereich 16—21,5) gefunden wurde, ergibt sich nun für eine Serie europäischer Höhlenlöwen (Maße nach Boule 1906, Del Campana 1954, Dawkins & Sanford 1866—72, Fabiani 1919, Riabinin 1919, Schmerling 1834, Siegfried 1961, ferner eigenen Messungen) ein Mittel von 20,5 ($s = \pm 1{,}5$, Variationsbereich 18,5—24). Die amerikanischen Löwen sind hier nicht unmittelbar vergleichbar, nachdem Merriam & Stock (1932) für sie die Kieferhöhe vor P_4 angeben. Nachdem die Maße vor P_3 und vor P_4 jedoch nicht in hohem Maße verschieden sind (die Höhe vor P_3 kann infolge des basalen Vorspringens der Symphysenpartie etwas höher als die hinter P_3 sein), können die Werte für die Population von Rancho La Brea (Mittel 19,5, $s = \pm 1$, Variationsbereich 18,5—21) aber doch einen Anhaltspunkt geben.

Die verschieden steile Stellung der Symphyse dürfte mit der verschiedenen Höhe des Ramus in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Durch den damit in der Wurzel steiler gestellten Canin mag das mehr oder minder starke basale Herausspringen der Symphyse der Höhlenlöwen mit bedingt sein.

Das Merkmal des stärkeren aboralen Vorspringens des Processus coronoideus über den Processus condyloideus beim Höhlenlöwen gegenüber rezenten Löwen kann kaum als taxionomisch trennendes Kriterium aufrecht erhalten werden, da ein Teil der Stücke in der Ausbildung dieser Region nicht von derjenigen bei anderen Löwenformen zu unterscheiden ist. Die Variationsbreite der gesamten Art *Panthera leo* wird durch solche Kiefer mit weiter zurückragendem Processus coronoideus gegenüber der Haltenorthschen (1936) Beschreibung jedoch erhöht.

4.3.2.4 Gebißmerkmale

Literatur:

Die erste detaillierte Beschreibung der Zähne des Höhlenlöwen geben Dawkins & Sanford (1868); diese Autoren stellen aber keine spezifischen Unterschiede zwischen dem Gebiß von Löwe, Tiger und Höhlenlöwe fest. Klähn (1923) betrachtet die Korrelationsfelder von M_1-Länge zu M_1-Breite und M_1-Länge zu P_4-Länge und stellt fest, daß die Höhlenlöwenzähne in den Bereich der Zähne des rezenten Löwen fallen. Aufgrund der Längen-Breiten-Indizies von P_3, P_4 und M_1 teilt Rühl

(1939) eine Anzahl von ihm untersuchter pleistozäner Löwenreste zwei verschiedenen Entwicklungskreisen zu. Er unterscheidet eine Gruppe mit schlankem P_4, deren Vertreter durchweg glazialen Perioden angehört haben sollen (Altpleistozän: Mosbach; Jungpleistozän: Plagwitz, Wallertheim, Steeden, Erfelden, Predmost, Egeln, Vöklingshofen), und eine Gruppe, deren Gebiß eine relative Verlängerung des M_1 zeigt (Jungpleistozän: Lindenthal, Rabutz, Steeden, Burgtonna, Essen). In letzterer sind Stücke enthalten, „die durch einen gewaltig ausgebildeten Canin ausgezeichnet sind". Ihr Alter sei interglazial. Aus der vergleichenden Betrachtung rezenter Formen schließt Rühl, daß der interglazialen Gruppe der Löwe entspräche, der glazialen der Tiger, und unterscheidet demzufolge zwei Entwicklungskreise: den interglazialen „*Felis leo*-Kreis" und den glazialen „*Felis tigris*-Kreis", die zu Beginn des Pleistozäns am weitesten voneinander entfernt sein sollen, während sie im ausgehenden Pleistozän gegen einen Ausgleich der trennenden Merkmale hin tendieren und sich zeitweise oder lokal vermischen sollen.

Leyhausen (1950) und Lehmann (1954) diskutieren diese Theorie und zeigen an umfangreicherem Rezentmaterial die große Variabilität von Löwe und Tiger hinsichtlich dieser Merkmale auf, wodurch die Zuordnung der beiden Rühlschen Entwicklungskreise einerseits zum Löwen, andererseits zum Tiger hinfällig wird. Lehmann (l. c.) bildet einen neuen Unterscheidungsindex: $\frac{M_1\text{-Länge} \times 100}{P_4\text{-Länge}}$ und findet dafür folgende Mittelwerte: rezente Löwen 101,7, Höhlenlöwen 105,6, rezente Tiger 110,3. Er schließt daraus auf die artliche Selbständigkeit des Höhlenlöwen. Wie der Verfasser jedoch zeigen konnte (Hemmer 1967 c, vgl. 3.2.8), ergibt sich bei rezenten ostafrikanischen Löwen fast der gleiche Index wie bei den Höhlenlöwen, nämlich 105,3, und besteht außerdem eine gewisse Größenabhängigkeit der Indexwerte. Den entsprechenden Wert (ca. 105 bei $n = 159$) teilt auch Schütt (1969) für die Angaben von Kabitzsch (1960) mit.

Kabitzsch (1960) untersucht die Unterschiede im Zahnbau von Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard im Vergleich zum Höhlenlöwen und zum amerikanischen Löwen und findet Unterschiede zwischen Löwen- und Höhlenlöwenzähnen in der Zahngröße, in Kerbsattel. Mulde und Talonid des M_1, in Paracon, Schmelzleiste, Lage des Deuterocons und Ectoparastyls des P^4, in Hypocon, Basalrand und Kerbenverlauf des P^3 und in der Krümmung und den Rillen des C max. Für den amerikanischen Löwen schließt sie auf eine Zwischenstellung zwischen dem Löwen, und zwar besonders dem Höhlenlöwen, und dem Jaguar. Als rezentes Löwen-Vergleichsmaterial verwendet Kabitzsch allein Gebisse von Angehörigen der evolutiv fortgeschrittensten Gruppe *senegalensis / nubica / krugeri*, wovon wiederum ostafrikanische Löwen mit 68,6 % den Hauptanteil stellen, so daß dieser Vergleich nicht für alle rezenten Löwenformen repräsentativ ist.

Für die rezenten Löwen auf den Unterlagen von Kabitzsch (l. c.) aufbauend führt Schütt (1969) die Untersuchung des Gebisses pleistozäner europäischer Löwen fort und stellt besonders eine Reihe von Unterschieden zwischen den Formen des Alt- und Jungpleistozäns fest. Gegenüber der west-/zentral-/ost-/südafrikanischen Gruppe des rezenten Löwen ist nach ihren Studien der Höhlenlöwe besonders in seiner $P\frac{3}{3}$-Entwicklung noch stärker spezialisiert. Mit einer Verlängerung des Haupthökkers steht eine Reduktion des Paraconids am P_3 und des Parastyls am P^3 in Verbindung.

Bei der Bearbeitung der Carnivoren aus den riß-würm-interglazialen Travertinen von Burgtonna (Thüringen) kann der Verfasser (Hemmer, im Druck) für eine Löwenmandibel ihren Gebißmerkmalen zufolge eine Zwischenstellung zwischen altpleistozänen, besonders südosteuropäischen (Vértesszöllös, Petralona) und würmzeitlichen Löwen aufzeigen. Die Löwenfunde aus den Travertinen von Taubach und Ehringsdorf sind hier unmittelbar anzuschließen.

Anhand eines M_1 beschreibt Deraniyagala (1944, 1958) eine neue

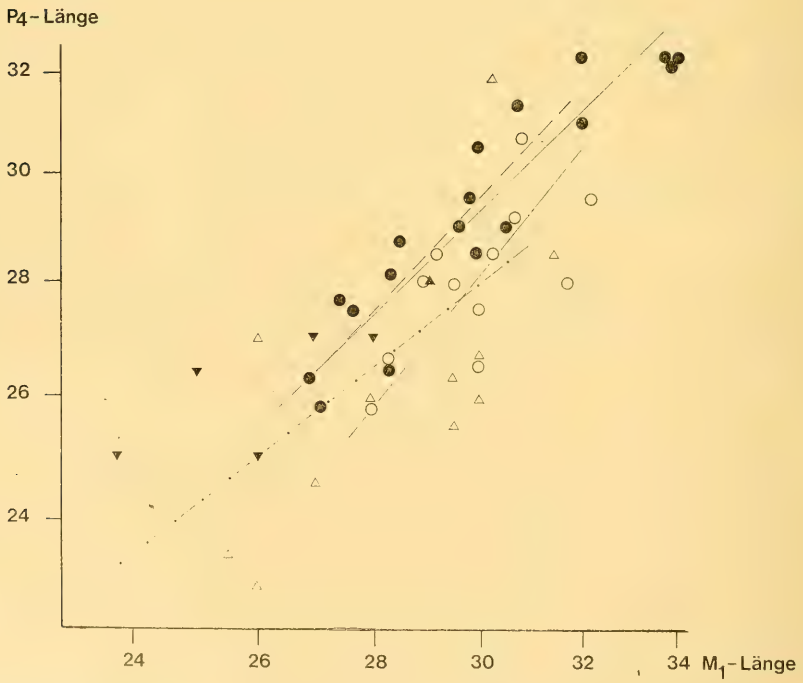


Abb. 17: Allometriediagramm P_4-Länge/M_1-Länge für jungpleistozäne Löwen (● = *P. leo atrox*, ▲ = *P. leo* ssp., Ostsibirien, ▼ = *P. leo* ssp., Westsibirien, △ = *P. leo spelaea*, europäisches Rußland, ○ = desgl., Gailenreuth); Hauptachsen für *P. leo atrox* und *P. leo spelaea* von Gailenreuth (durchgezogene Linien), im Vergleich zu den Achsen für altpleistozäne mitteleuropäische Löwen (unterbrochene Linie) und rezenter ostafrikanischer Löwen (strichpunktierte Linie; n. Abb. 7 u. 14).

Löwenunterart aus dem Pleistozän (wahrscheinlich Jungpleistozän) Ceylons. *Panthera leo sinhaleyus* soll durch einen relativ schmäleren M_1 als beim rezenten Löwen charakterisiert sein. Die Bestimmung dieses Fundes als Löwenzahn und nicht als Tigerzahn, was immerhin aus geographischen Gesichtspunkten denkbar erschiene, wurde vom Verfasser bereits früher begründet und bestätigt (Hemmer 1967 b). Eine unterartliche Trennung des ceylonesischen vom rezenten asiatischen Löwen erscheint allein nach diesem Zahn nicht angebracht.

Eigene Befunde:

Zum weiteren Vergleich der jungpleistozänen Löwenzähne aus Europa, Afrika und Ceylon mit den Zähnen rezenter und altpleistozäner Löwen — soweit er sich nicht durch die ausführliche Bearbeitung durch Schütt (1969) erübrigt — wurden für die Längenverhältnisse die den Abbildungen 7, 8, 14, 15 entsprechenden diagrammatischen Darstellungen benutzt und für die Längen-Breiten-Relationen die entsprechenden Indizes bestimmt. Für die Relation P_4-Länge / M_1-Länge (Abb. 17) wurden die Achsen zweier Serien von jeweils nur einem Fundort, die jeweils einheitlichen Populationen entstammen dürften (Typuslokalität für *Panthera leo spelaea:* Gailenreuth [Werte aus Dietrich 1968], Rancho La Brea als Hauptfundstelle von *Panthera leo atrox* [Werte aus Merriam & Stock 1932]) berechnet. Hiermit wurden die von Vereshchagin (1971 b) mitgeteilten Maße von Höhlenlöwen des europäischen Rußlands, des westlichen und des östlichen Sibiriens verglichen. Es zeigt sich, daß die

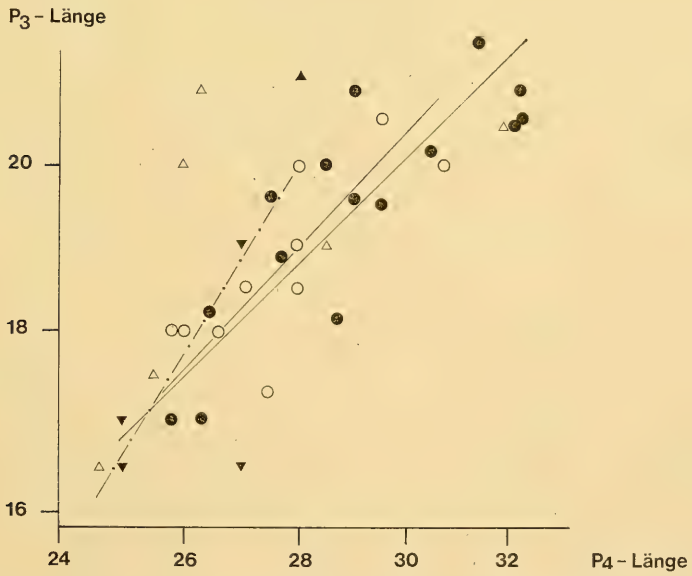


Abb. 18: Allometriediagramm P_3-Länge/P_4-Länge für jungpleistozäne Löwen. Zeichenerklärung entspr. Abb. 17.

Längenproportionen jener beiden Zähne bei den amerikanischen Löwen denjenigen der altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen entsprechen, während die mitteleuropäischen würmzeitlichen Löwen relativ längere Molaren bzw. relativ kürzere Prämolaren besitzen. Noch stärkere relative Molarenverlängerung findet sich bei osteuropäischen Individuen, von denen allerdings zwei Funde aus der Petschora-Region und aus dem Kaukasusgebiet, d. h., aus dem äußersten Osten, durch gegensätzlich relativ sehr kurze Molaren abweichen (M_1 in % P_4 bei diesen beiden Stücken 95 und 96, bei den übrigen Löwen des europäischen Rußlands 108—117, Mittel 111,5). Durch den altpleistozänen mitteleuropäischen und den letztgenannten Löwen entsprechend relativ kurze Molaren zeichnen sich westsibirische Löwen (Stromgebiete von Ob und Irtysch) aus. Hinsichtlich der Relation P_3-Länge / P_4-Länge stimmen die Höhlenlöwen aller Teile des Verbreitungsgebietes von Europa über Sibirien bis nach Nordamerika ziemlich überein, wobei sie den altpleistozänen europäischen Löwen gegenüber relativ längere P_3 bzw. kürzere P_4 besitzen (Abb. 18). Diese Befunde stehen im Einklang mit der von Schütt (1969) geäußerten Vermutung, daß zwischen den altpleistozänen und den jungpleistozänen Löwen evolutiv sowohl eine Verlängerung des M_1, als auch eine Verkürzung des P_4 stattgefunden haben könne.

Die relative M_1-Breite, für die Schütt (1969) für jungpleistozäne Löwen verschiedener mitteleuropäischer Herkunft ein Indexmittel von 51,3 (Variation 45,5—55,6) findet, gestattet im Mittel wie die relative M_1-Länge die Unterscheidung osteuropäischer und westsibirischer Höhlenlöwen. Während sich nach den Maßangaben bei Vereshchagin (1971 b) für erstere ein mittlerer Indexwert ($\pm$ s, $\pm$ m) von 49 ($\pm$3, $\pm$ 1) errechnen läßt, ergibt sich für letztere den Daten des gleichen Autors zufolge ein solcher von 53 ($\pm$ 2,5, $\pm$ 1). Die mitteleuropäische Serie von Gailenreuth (Maße nach Dietrich 1968) und die amerikanische Serie von Rancho La Brea (Maße nach Merriam & Stock 1932) stimmen hinsichtlich dieses Index miteinander überein (50, $\pm$ 2, $\pm$ 0,5).

Dem Molarenbau zufolge ergibt sich damit eine deutliche Scheidung zwischen den Löwen des westsibirischen Raumes, die mit kurzen und breiten Molaren näher an altpleistozäne europäische Populationen heranrücken, und denen des osteuropäischen Gebietes, die sich gerade im Gegensatz hierzu durch die im Mittel längsten und schmälsten Molaren charakterisieren lassen, die in der Höhlenlöwengruppe zu finden sind. Nachdem ein solcher extrem langer und schmaler M_1 aus dem Altpleistozän von Petralona vorliegt (vgl. 4.1.2.3), ferner die entsprechende Proportion im Mittelpleistozän des Dnjepr-Raumes auftritt, ist an eine südost- / osteuropäische Entwicklung jenes kennzeichnenden Höhlenlöwenmerkmals der Verlängerung und Verschmälerung des Molaren zu denken, deren Wurzeln bis in das späte Altpleistozän zurückreichen. Die riss-würm-interglazialzeitlichen Löwen des Travertingebietes Thüringens, für die eine morphologische Zwischenstellung zwischen altpleistozänen südosteuropäischen Löwen und jungpleistozänen Höhlenlöwen gefunden wurde (Hemmer, im Druck), sprechen

für eine postrißglaziale Ausbreitung nach Mitteleuropa von einem solchen südost-/osteuropäischen Entwicklungszentrum her.

Im südwestlichsten Teil des eurasiatischen Verbreitungsraumes, auf der iberischen Halbinsel, existierten, soweit dies einem Einzelstück nach zu beurteilen ist (Fund von Reclau-Viver, Katalanien; Crusafont-Pairo & Casajuana 1950), im Jungpleistozän Löwen mit altpleistozänen mitteleuropäischen Tieren etwa entsprechendem Zahnlängenverhältnis (relativ kurzer P_3 bzw. langer P_4, relativ zum P_4 kurzer M_1), aber mit normal breitem Molar (Breitenindex 51,5) und gegenüber *P. leo fossilis* ebenfalls weit schmälerem P_4 (P_4-Breitenindex 46).

Diese relativ geringe P_4-Breite, die an der Untergrenze der von Schütt (1969) angegebenen Variationsbreite mitteleuropäischer Höhlenlöwen liegt, findet sich den Maßangaben bei Dawkins & Sanford (1868) zufolge in ausgeprägtem Maße bei den englischen Funden (M 45,5, s ± 2,5, m ± 1), die hierin deutlich von den mittel- und osteuropäischen (Serie von Gailenreuth n. Werten bei Dietrich 1968: M 49, s ± 2, m ± 0,5; Serie aus dem europäischen Rußland n. Werten bei Vereshchagin 1971 b: M 49, s ± 2,5, m ± 0,5) unterschieden erscheinen. Hier könnte sich eine westeuropäische Gruppe mit atlanto-mediterranem Zentrum abzeichnen, bei der dieser besonders schmale P_4 als Sonderentwicklung auftritt. Aus Frankreich vorliegende Zahnmaße (vgl. Zusammenstellung bei Bonifay 1971) geben allerdings diesbezüglich noch kein eindeutiges Bild.

Die Zahnlängenrelationen eines Löwenfundes vom Naivasha-See in Kenia (Maße n. Lönnberg 1937) ordnen sich in den betreffenden Verteilungsdiagrammen (Abb. 7, 8) nicht rezenten ostafrikanischen Löwen zu, sondern zeigen einen relativ sehr kurzen M_1 bzw. einen relativ langen P_4, womit sie Parallelen bei rezenten Löwen Zentral- und Südafrikas finden. Dieses Ergebnis steht mit der aus biogeographischen Gründen erfolgten Deutung der Differenzierung der verschiedenen rezenten Löwenformen aus der Großgruppe mit dem Mähnentyp I (vgl. 3.3) erst mit dem letzten Pluvial (Ende Jungpleistozän) in Einklang und stützt damit jene Deutung von der paläontologischen Seite her. Von anderen jungpleistozänen Löwenfunden (z. B. Erwähnungen durch Pycraft et al. [1928] für Rhodesien, durch Gobert & Vaufrey [1932] für Nordafrika) liegen noch keine näheren Beschreibungen und Maße vor.

4.3.2.5 Größe

Zur Frage der Körpergröße jungpleistozäner europäischer Löwen im Vergleich zu rezenten Unterarten stellte zuletzt Schütt (1969) einige Berechnungen an. Als Bezugsmaß für die Größe rezenter Löwen dienen ihr für die Basallänge der von Haltenorth (1937) angegebene Mittelwert, für die Zahnmaße die von Kabitzsch (1960) erhaltenen Werte. So findet sie für die Mittelwerte der Basallänge 110 %, der M_1-Länge 109 %, der P_4-Länge 107 %, der P_3-Länge 109 %, der P^4-Länge 111 % und der

P^3-Länge 110 %, insgesamt also etwa 110 % als mittlere Größe der Höhlenlöwen relativ zu ihren rezenten Verwandten.

Zur Größenbestimmung von Höhlenlöwen nach der von Hemmer & Schütt (1970) gegebenen Methode wurden primär die von Boule (1906) publizierten Maße zweier vollständiger Skelette (Cajarc, Vence) herangezogen. Die Condylobasallänge wurde jeweils als Mittel der Einzelberechnungen nach den Längen von Humerus, Radius, Ulna, Metacarpale III, Femur, Tibia, Metatarsale III geschätzt. Der für das Skelett von Cajarc so erhaltene Condylobasallängenwert von 361 mm liegt 3 % über der tatsächlichen Länge von 350 mm. Für das Skelett von Vence ergibt sich eine berechnete Condylobasallänge von 340 mm gegenüber einer tatsächlichen von 320 mm, d. h., eine um 6 % zu große Länge. Zur Beurteilung dieser jeweils nach den Maßen des postkranialen Skeletts etwas zu hoch ausfallenden Werte ist die bei der Aufstellung der Berechnungsformeln nicht berücksichtigte leicht positive Allometrie der Schulterhöhe in bezug auf die Körperlänge (vgl. Hemmer, im Druck) in Betracht zu ziehen, die bei einer Extrapolation über den mittleren Größenbereich rezenter Löwen hinaus zu einer gewissen Überschätzung der Condylobasallänge und damit der Körperlänge von den Längen der großen Extremitätenknochen her führen könnte. Wie der Befund an den beiden genannten Skeletten lehrt, ist diese Überschätzung am größten beim Femur und bei der Tibia, im Mittel ebenfalls größer als bei den anderen Knochen auch beim Humerus. Diese drei Elemente sollten daher vielleicht, wenn genügend andere Stücke zur Größenschätzung vorliegen, nur am Rande hierzu benutzt werden. Die aus den gegebenen Condylobasallängen der Löwen von Cajarc und Vence zu schätzenden Kopfrumpflängen liegen bei 200 und 185 cm, die nach den Maßen des postkranialen Skeletts erhaltenen bei 205 und 195 cm, ohne Berücksichtigung von Femur, Tibia und Humerus aber bei 200 und 190 cm. Der Vergleich der aus den verschiedenen Knochenelementen zu bestimmenden Körpergrößenverteilungen für mittel- und westeuropäische Höhlenlöwen zeigt, daß ferner den Maßen von Astragalus und Calcaneus gegenüber für eine derartige Größenschätzung besondere Vorsicht am Platze ist. Auch hier scheinen positive Allometrien mitzuspielen.

Nach Maßangaben vor allem bei Dawkins & Sanford (1866 bis 1869) und Dietrich (1968) sowie eigenen Messungen lassen sich für west- und mitteleuropäische jungpleistozäne Höhlenlöwen Schädelmaßen zufolge Kopfrumpflängen von 145—205 cm bestimmen, nach den Längen der Extremitätenknochen solche von 145—275 cm. Nach Daten bei Vereshchagin (1971 b) resultieren für osteuropäische Löwen anhand von Schädelmaßen Körperlängen von 140—220 cm, anhand postkranialer Elemente solche von 175—220 cm, ferner für sibirische Löwen Größen im ersteren Falle von 160—205 cm, in letzterem von 175—225 cm. Die außerordentlich umfangreichen Serien sämtlicher Skeletteile von *P. leo atrox* aus Rancho La Brea (Maße n. Merriam & Stock 1932) lassen nach den Condylobasallängen auf Kopfrumpflängen von 165—240 cm, nach den postkranialen Elementen auf solche von 185—255 cm schließen. Diese Wer-

te jungpleistozäner nordamerikanischer Löwen stimmen praktisch mit jenen altpleistozäner europäischer Löwen (4.1.2.4: 160—260 cm) überein. Nach den genannten Größen jungpleistozäner europäischer Löwen sind diese letzteren gegenüber größenordnungsmäßig etwa 10 % kleiner; die Löwen Sibiriens können den vorhandenen Maßen nach kaum unmittelbar der einen oder der anderen Gruppe zugeordnet werden. Die europäischen Höhlenlöwen besaßen demnach etwa die Körpergröße rezenter südafrikanischer Löwen (Abb. 3).

4.3.3 Systematische Stellung

Unter den Löwen des Jungpleistozäns sind die Höhlenlöwen der nördlichen Holarktis als eigene Formengruppe deutlich von allen rezenten Unterarten abgesetzt. Afrikanische und südasiatische Funde lassen sich hingegen, soweit beschrieben, mit rezenten Formen dieser Regionen in unmittelbare Verbindung bringen. Die Aufführung von *„Felis spelaea"* in Faunenlisten für Fundstellen Nordafrikas und des Vorderen Orients (z. B. Fritsch 1893, Pomel 1897, Vaufrey 1929), die Vereshchagin (1971a, b) zur Konstruktion im Mittelmeerraum einander überlappernder Verbreitungsgebiete von *Panthera leo* und *„Panthera spelaea"* veranlaßte, steht durchaus nicht auf sicherer Basis, sondern dürfte vielmehr durchweg auf der Zuordnung entsprechender Funde allein aufgrund ihrer absoluten Größe zu Höhlenlöwen beruhen, wie durch Pomel (1897) zum Ausdruck gebracht wird (wobei ein aus Algerien genannter M_1 mit einer Länge von 28 mm tatsächlich in die Größenvariationsbreite rezenter Berberlöwenmolaren fällt).

Innerhalb der holarktischen Höhlenlöwengruppe lassen sich nach metrischen Merkmalen von Schädel und Gebiß mehrere geographische Formen mehr oder minder deutlich fassen. Bezüglich der mit der Hirngröße korrelierten relativen Postorbitalbreite stehen die Löwen Nordamerikas und Sibiriens gemeinsam auf einer oberen Entwicklungsstufe, während bei den europäischen Höhlenlöwen sowohl diese, als auch eine untere Stufe gemischt nebeneinander vorzuliegen scheinen, was auf eine Ausbreitung dieses Merkmals nach Westen von Sibirien her während des Jungpleistozäns hinweisen könnte. Den hier bestimmten Schädelindizes nach lassen sich andererseits die Löwen West- und Mittelsibiriens durch geringere relative Schädelgesamtlänge und geringere relative Interorbitalbreite von den auch besonders großen amerikanischen Löwen unterscheiden. Beide Gruppen zeichnen sich im Gebiß durch relativ kurze untere Molaren aus, die bei den westsibirischen Individuen aber im Mittel deutlich breiter als bei den amerikanischen sind. Der kurze und breite M_1 westsibirischer Höhlenlöwen setzt diese wiederum recht scharf von den osteuropäischen ab, die im Gegensatz hierzu, mit Ausnahme weniger, aus dem sibirischen Raum benachbarten Gebieten kommender Stücke, besonders lange und schmale Molaren besitzen. Nach Westeuropa hin besteht offenbar vom Osten her eine klinale

Variation der Gebißproportionen, nachdem im Westen wieder häufiger relativ kurze Molaren und Anklänge an Altpleistozänverhältnisse zu finden sind. Englische Stücke und ein spanischer Fund haben ferner einen relativ sehr schmalen P_4, für dessen Verbreitung in Frankreich vorläufig noch kein deutliches Bild zu erhalten ist. Hiermit deutet sich eine gewisse Trennung west- und osteuropäischer Löwenpopulationen an, zwischen denen im Jungpleistozän Mitteleuropas eine Übergangs- oder Mischzone existiert. Nachdem die Typuslokalität für *P. leo spelaea* (Gailenreuth) gerade hier in diesem mitteleuropäischen Bereich liegt, wird eine subspezifische Fixierung der west- und osteuropäischen Formen stark erschwert. Als Name westeuropäischer jungpleistozäner Löwen käme *P. leo major* (Gervais 1848) in Frage. Nachdem in diesem Falle aber auch der osteuropäischen Population eigener Subspeziesstatus zuerkannt werden müßte, sei zugunsten der Stabilität der Benennung aller europäischer Höhlenlöwen als *Panthera leo spelaea* auf diese rein taxionomische Maßnahme verzichtet.

Panthera leo spelaea (Goldfuß 1820)
(Europäischer Höhlenlöwe)

Synonyma:

1810 *Felis spelaea.* Goldfuß, Die Umgebungen von Muggendorf. Gailenreuther Höhle, Deutschland. (Stratum typicum: Spätwürm [Dietrich 1968]).

1820 *Leo diluvianus.* Schlotheim, Die Petrefaktenkunde. Gailenreuth, Deutschland.

1843 *Felis leo.* Blainville, Ostéographie, Mammifères.

1848 *Felis leo major.* Gervais, Zoologie et Paléontologie Françaises, 1. ed.

1868 *Felis Edwardsiana.* Bourguignat, Note complémentaire sur diverses espèces de Mollusques et de Mammifères découverts dans une caverne près de Vence. Vence, Frankreich. (zit. n. Riabinin 1919).

1869 *Felis leo,* var. *spelaea.* Dawkins & Sanford, The British Pleistocene Mammalia, Part 3, Brit. Pleistocene Felidae. England.

1879 *Tigris Edwardsiana.* Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. Frankreich. (zit. n. Riabinin 1919).

1879 *Tigris europaea.* Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. Frankreich. (zit. n. Kabitzsch 1960).

1879 *Leo spelaea.* Bourguignat, Histoire des Felides fossiles. Frankreich. (zit. n. Kabitzsch 1960).

1879 *Leo nobilis* Gray 1867. Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. (zit. n. Kabitzsch 1960).

1891 *Felis spelaea* var. *Cloueti.* Filhol, Bull. Soc. Philomatique Paris, 8. Ser., 3, 1. Gros-Roc, Saintes; Frankreich.

1899 *Felis spelaea* var.. Hagmann, Abh. zur geol. Specialkarte v. Elsaß-Lothringen, NF, 3. Vöklinshofen.

1903 *Felis (Uncia) leo* L. *spelaea* Goldf. Kafka, Fossile und rezente Raubthiere Böhmens. Böhmen.

1906 *Felis leo* var. *edwardsi*. Boule, Ann. de Paléontol. 1. Frankreich.

1906 *Felis leo* race *spelaea*. Boule, Ann. de Paléontol. 1. Frankreich.

1906 *Leo spelaeus*. Von Reichenau, Abh. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt **4:** 189—313. Steeden, Deutschland.

1909 *Felis leo* L. var. *spelaea* Goldf. Felix, Sitz. ber. Nat. forsch. Ges. Leipzig, 35. Lindenthal, Deutschland.

1914 *F. tigris longipilis*. Freudenberg, Geol. Palaeontol. Abh., NF, 12. Egeln, Westeregeln; Deutschland.

1914 *Felis spelaea* var. *sibirica*. Freudenberg, Geol. Palaeontol. Abh., NF, 12. Steeden, Deutschland.

1918 *Leo nobilis* Gray. Zelizko, Jb. Geol. Reichsanst. **68:** 113—118. Böhmen.

1919 *Felis leo spelaea* Goldfuß. Fabiani, Mem. Istituto Geol. Univ. Padova, 5. Veneta, Italien.

1919 *Felis leo* var. cf. *Edwardsi* Bourguignat. Riabinin, Mém. Com. Geol., NS, **168:** 1—24. Kazan, UdSSR.

1919 *Felis leo* var. *spelaea* Goldf. Riabinin, Mém. Com. Geol., NS, **168:** 1—24. Kazan, UdSSR.

1929 *Felis leo spelaea*. Vaufrey, Arch. l'Inst. Pal. Hum., 6. Sizilien.

1929 *Leo leo spelaeus*. Kretzoi, Felida-Tanulmányok. partim.

1939 *Felis leo* — Entwicklungskreis. Rühl, Palaeontographica, **91.** Abt. A: 1—78. Mitteleuropa.

1939 *Felis tigris* — Entwicklungskreis. Rühl, Palaeontographica, **91,** Abt. A: 1—78. Mitteleuropa.

1941 *Felis spelaea* var. *leo*. Koby, Verhandl. Nat. forsch. Ges. Basel, 52.

1959 *Panthera spelaea* (Goldf.). Kortenbout van der Sluijs, Westerheem, *8:* 38—42. Holland.

1963 *Panthera (Felis) spelaea* (Goldfuß). Toepfer, Tierwelt des Eiszeitalters.

1967 *Panthera leo spelaea* (Goldfuß). Hemmer, Säugetierkundl. Mitt., **15:** 289—300. partim.

1968 *Panthera (Leo) spelaea* (Goldf.). Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A **3:** 323—366. Gailenreuth u. a., Deutschland.

1968 *Panthera (Leo) leo* n. subsp.? Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A, **3:** 323—366. Burgtonna.

1968 *Panthera (Leo) leo* subsp.. Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A, **3:** 323—366, Phoeben.

1971 *Panthera (Leo) spelaea* (Goldfuß). Vereshchagin, Mater. po faunam antropogena CSSR, Akad. Nauk SSR, Trudy zool. inst. **49:** 123—199.

Die Löwen West- und Mittelsibiriens hingegen erscheinen so gut von den europäischen einerseits und den nordamerikanischen andererseits abgesetzt, daß eine taxionomische Behandlung als eigene Subspezies angezeigt erscheint. Dennoch sei eine Benennung solange dahingestellt, bis über Neufunde die Beziehungen der sibirischen Höhlenlöwen zur nordchinesischen „*Felis youngi*" (vgl. 4.1.2.3) besser geklärt sind, da hier dann möglicherweise ein älterer Name verfügbar wird.

An der Behandlung des amerikanischen Löwen als eigene Subspezies kann gleichfalls den besprochenen Merkmalen zufolge kein Zweifel bestehen. Durch die Eisbedeckung des kanadischen Raumes im letzten Glazial (vgl. z. B. Thenius 1972 b) zerfiel das Verbreitungsgebiet dieser Form in zwei getrennte Areale, von denen das eine den südlicheren Teil Nordamerikas, Mittelamerika und noch den nördlichen Teil des westlichen Südamerikas, das andere aber Alaska umfaßte (Fundortkarte bei Harington 1969). Die Westgrenze dieses Gesamtvorkommens braucht dabei durchaus nicht der Grenze des amerikanischen Kontinents entsprochen zu haben, sondern könnte auch im mit Alaska glazialzeitlich über die Beringbrücke breit verbundenen ostsibirischen Raum zu suchen sein. Zur Abklärung dieser Frage liegen bislang sowohl von Alaska, als auch aus Ostsibirien noch zuwenig etwa gleichaltrige und vergleichbare Funde vor. Das Vorkommen der Hirngrößen-korrelierten höheren Postorbitalbreitenstufe im gesamten sibirischen und im amerikanischen Teil der Höhlenlöwenverbreitung spricht für wenigstens zeitweise Populationskontinuität.

Panthera leo atrox (Leidy, 1853)
(Amerikanischer Höhlenlöwe)

Synonyma:

1853 *Felis atrox.* Leidy, Transact. Amer. Philos. Soc., NS, 10. Natchez, Mississippi (USA).

1873 *Felis imperialis.* Leidy, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Kalifornien (USA).

1909 *Felis atrox* var. *bebbi.* Merriam, University of California Publ., Bull. Dep. Geol. 5, 20. Rancho La Brea, Los Angeles, Kalifornien (USA).

1929 *Leo ? atrox.* Kretzoi, X^{e} Congrès internat. Zool. Budapest 1927, 2.

1929 *Neoleon atrox.* Kretzoi, Felida-Tanulmányok.

1930 *Felis atrox alaskensis.* Frick, Natural History, 30. Alaska.

1941 *Panthera (Jaguarius) atrox* (Leidy). Simpson, Amer. Mus. Nov., 1136.

1967 *Panthera atrox.* Whitmore & Foster, J. Paleontol., 41. Alaska.

1971 *Panthera (Leo) atrox* (Leidy) Vereshchagin, Mater. po faunam antropogena SSSR, Akad. Nauk SSR, Trudy zool. inst. **49:** 123—199.

1971 *Panthera leo atrox.* Hemmer, Experientia **27:** 1500—1501.

5. Gesamtdiskussion zur Artgeschichte des Löwen

Wie oben festgestellt (4.1.1), kommen die ältesten bekannten sicheren Funde der Art *Panthera leo* aus dem afrikanischen Altpleistozän von Olduvai Bed II und von Swartkrans und Kromdraai mit wohl ähnlichem Alter. Die neuerdings durch Petter (1973) erfolgte Bestimmung des Löwen aus Olduvai Bed I kann den Maßen und Abbildungen der beiden vorliegenden distalen Femurepiphysen zufolge angezweifelt werden. Die relativ reichhaltigen Funde aus den Mosbacher Sanden, von Mauer und von Scharzfeld dürften in die ausgehende Cromer-Warmzeit bzw. den Übergang zum Mindel-Glazial zu datieren sein (vgl. Hemmer & Schütt 1970; Ende des Altbihars im Sinne Kretzois, vgl. z. B. Kretzoi & Vertes 1965). Das Erscheinen des Löwen in dieser Phase könnte, entsprechend der von Schütt (1971) für die gleichzeitig in Europa auftretende Tüpfelhyäne *(Crocuta crocuta)* diskutierten Situationen, durchaus im Zusammenhang mit Klimaveränderungen und Steppenausbreitung in der Vorphase der Mindel-Eiszeit zu verstehen sein. Prämindelzeitliches Alter ist nach neueren Untersuchungen von Sickenberg (1971) auch für die Fauna von Petralona anzunehmen. In das ausgehende Altpleistozän bzw. an die Wende Alt-/Mittelpleistozän mag ferner die Fauna von Ternifine einzustufen sein (Howell 1960, Arambourg & Hoffstetter 1963). Gleiches gilt wohl für die Fauna von Choukoutien, Loc. 1 (vgl. Kahlke & Chow

Abb. 19: Fundorte und mutmaßliche Ausbreitungsrichtungen altpleistozäner Löwen.

1961), welche die möglicherweise zum Löwen gehörige *„Felis youngi"* lieferte. Die ältesten ostsibirischen Löwenreste stammen aus Ablagerungen mit dem Tiraspol-Komplex nahestehender Fauna und lassen damit wiederum an ein Mindel-Korrelat denken (Vangenheim & Sher 1970).

Die großräumige Ausbreitung von *Panthera leo* von Afrika über Eurasien fällt somit in die Zeit der vormindelzeitlichen und mindelzeitlichen Klimaänderungen (Abb. 19). Die Entstehungszeit der Art, die von einer afrikanischen Population von *Panthera gombaszoegensis* oder einer ihr nahestehenden Form ihren Ausgang genommen haben sollte (Hemmer 1971 b), ist derzeit noch nicht genau faßbar. Sie sollte jedoch auf das obere Villafranchium zu beziehen sein, nachdem dies offenbar die Zeit der Besiedlung Eurasiens, Nordamerikas und Afrikas durch die Wurzelgruppe des Subgenus *Panthera* war (vgl. Hemmer 1971 b, Kurten 1973) und im nächstfolgenden Zeitabschnitt die ersten sicheren Löwen nachweisbar sind.

Am Ende des Altpleistozän sind bereits, möglicherweise als über Gendrifteffekte bei der Ausbreitung zustandegekommen interpretierbare, lokale Verschiedenheiten der Zahnproportionen zu finden, die jeweils mit späteren Formen aus den gleichen Regionen in Zusammenhang zu bringen sind. Damit ist ab dem Altpleistozän auf weitgehend autochthone Entwicklung in den einzelnen Regionen zu schließen, die durch die klimatischen Ereignisse der beiden folgenden Zwischeneiszeiten und Eiszeiten beeinflußt wurde. Mit diesem Schluß ist die aus der vergleichenden Betrachtung der rezenten afrikanischen und vorder- bis südasiatischen Löwen abgeleitete Evolutionsetappe 1, nämlich die Ausbreitung einer Altform mit dem Mähnenentwicklungstyp II und der unteren Cephalisationsstufe über diese Länder mit einer Phase der altpleistozänen Ausbreitung der Art gleichzusetzen (Abb. 9). Damit können wir uns ein unmittelbares Bild vom Aussehen jener altpleistozänen Löwen machen, als deren wenig veränderte Reliktformen die rezenten Berberlöwen und vorder- bis südasiatischen Löwen erscheinen. Hingegen kann hieraus nicht unmittelbar der Schluß gezogen werden, daß auch die Löwen der nördlichen Holarktis gleiches Erscheinungsbild besaßen, nachdem diese bereits zu jener Zeit auch in anderen Merkmalen gewisse Unterschiede aufwiesen.

Die bearbeitete mittel- und jungpleistozäne Fossildokumentation des Löwen in Afrika und Südasien ist vorläufig noch zu spärlich, um eine gut begründete Einordnung der vom Rezentvergleich her erschlossenen Evolutionsetappen 2 und 3 (Abb. 10, 11) vornehmen zu können. Grundsätzlich sind beide Stufen jedoch für die Zeit vom beginnenden Mittel- bis zum Jungpleistozän zu postulieren, nachdem Etappe 4 (Abb. 12) offenbar mit dem letzten Pluvial (parallel Würm-Glazial) gleichzusetzen ist (vgl. 4.3.2.4).

Für die nördliche Holarktis besteht hingegen eher die Möglichkeit, mit den hier umfangreicheren Fossilbelegen wenigstens in groben Umrissen die mittel- und jungpleistozäne Evolution des Löwen zu verfolgen. Als wesentlicher, bestimmender Faktor erscheinen die ökologischen Veränderungen während des Riss-Glazials. Nachdem die spät-altpleistozäne Ausbreitung

den Löwen in den sibirischen Raum gebracht hatte, wurde ihm während dieses Glazials durch den schon bei etwa 100 m Absenkung des Meeresspiegels etwa 1200 km breiten Landzusammenhang im Bereich der Beringsee (vgl. Moreau 1955) die Möglichkeit des Vorstoßens in den teilweise eisfreien Raum Alaskas und damit auf den nordamerikanischen Kontinent eröffnet. Die Fossilgeschichte von *P. leo atrox* bestätigt diese Feststellung. Ein unsicherer Fund aus Illinoian-Ablagerungen Alaskas wird durch ein Stück aus einer mutmaßlich entsprechend alten Fauna aus Idaho und durch einen Beleg aus dem Sangamon-Interglazial aus Kansas ergänzt (Harington 1969, Kurten 1973). Die Ausbreitung des Löwen in den südlichen Teil Nordamerikas fällt somit in die Zeit vom vorletzten Glazial bis zum letzten Interglazial; die maximale Verbreitung, die den Löwen über Mittelamerika bis ins nordwestliche Südamerika bringt, wird offenbar im letzten Glazial erreicht, für welche Zeit eine reiche Fossildokumentation vorliegt (vgl. Verbreitungskarte bei Harington 1969).

Im nördlichen Eurasien mußte die risszeitliche Vereisung eine totale oder relative Isolation der Löwenpopulationen in einzelnen Teilen des Verbreitungsgebietes zur Folge haben (Abb. 20). In Europa war durch die weitrei-

Abb. 20: Schematische Darstellung der Einwirkung rissglazialerzeitlicher Landschaftsveränderungen (_____ = Grenze der Eisbedeckung, ... = Erweiterung der Festlandgrenzen und Umrisse großer Seen, schematisiert nach Karten bei Moreau 1955, de Lattin 1967, Thenius 1972 b) auf die Verbreitung des Löwen in der Paläarktis (schraffiert: schematisiertes Verbreitungsbild im Jungpleistozän) und seine Ausbreitung in die Nearktis in dieser und postrissglazialer Zeit (Pfeile).

Abb. 21: Fundorte und -gebiete (schraffiert bei größerer Fundhäufigkeit in den betr. Großgebieten) jungpleistozäner Löwen. *spelaea*-Gruppe in der nördlichen Holarktis, *leo*-Gruppe in der südlichen Paläarktis, der Äthiopischen und der westlichen Orientalischen Region.

chende Eisbedeckung in den nördlichen Teilen Mittel- und Osteuropas dem Löwen der Lebensraum genommen. So ist der mögliche Populationszusammenhang nördlich der Alpen zwischen einem atlantomediterranen und einem pontomediterranen Refugialgebiet auch bei einer Besiedlung der Tundren geringer als zuvor im Interglazial anzusetzen. Ebenfalls eine gewisse Isolation nach Westen hin mag den Eisgrenzen zufolge (vgl. z. B. Moreau 1955, Fig. 3, 6) für den Steppenraum nördlich und östlich des Schwarzen Meeres gegeben gewesen sein. Weitgehend unterbrochen war wohl der Zusammenhang zwischen den osteuropäischen und den westsibirischen Löwenpopulationen während der Riss-Vereisung. Hierzu mußte besonders die kaspische Transgression, die das Areal des Kaspisees vor allem nach Norden hin ausdehnte, ferner vielleicht auch die Entstehung eines riesigen Eisstausees im westsibirischen Tiefland mit möglicher Verbindung zum Aralsee (z. B. De Lattin 1967, Moreau 1955) beigetragen haben.

Die gefundenen geographischen Verschiedenheiten im Schädel- und Gebißbau der postrissglazialen, d. h., jungpleistozänen eurasiatischen Höhlenlöwen stehen in vollem Einklang mit dieser von den glazialzeitlichen Ereignissen her zu postulierenden Arealzersplitterung. Zeitweilige Eigenentwicklung in diesen Refugialräumen und spätere, interglazialzeitlicher neuerlicher Populationszusammenschluß läßt die ermittelte Variabilität der

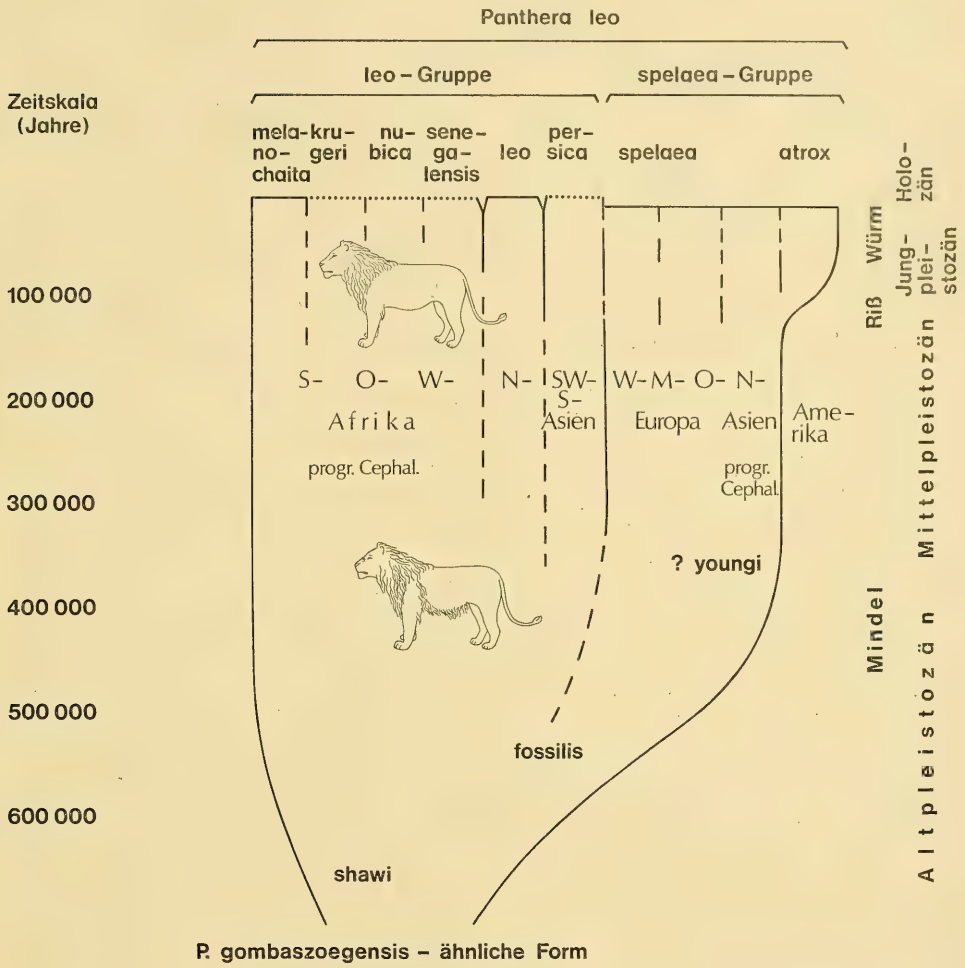


Abb. 22: Schematische Darstellung der mutmaßlichen Evolution des Löwen in Zeit und Raum.

Löwen in diesen Regionen während des Jungpleistozäns verständlich werden. Die Angehörigen dieser *spelaea*-Gruppe des nördlichen Eurasiens dürften mit den Löwen Vorder- und Südasiens im Mittel- und Jungpleistozän wohl hauptsächlich während der Glazialphasen nur in einer schmalen Zone über den Balkanraum und das Marmaragebiet in Populationskontakt und Merkmalsaustausch getreten sein, während weiter östlich einerseits die glazialzeitlichen kaspischen Transgressionen, andererseits das Vorkommen von *Panthera tigris* als konkurrierender Art in den bewaldeten Gebieten zwischen dem Balchaschsee, Nordafghanistan und der südlichen Aral-Kaspi-Zone bis Nordpersien wenigstens zeitweise eine gewisse ökologische Schranke gesetzt haben mag.

Im Gesamtüberblick stellt sich damit die Artgeschichte des Löwen, für

dessen verschiedene Formen in Abbildung 22 ein Stammbaumschema zu geben versucht wird, in den Hauptzügen folgendermaßen dar:

1. Wohl spätältestpleistozäne, sich in Afrika vollziehende Speziation aus *Panthera gombaszoegensis*-artigen Vorformen unter Zunahme der Körpergröße und Entwicklung des spezifischen Erscheinungsbildes, aber ohne Änderung des Cephalisationsniveaus.

2. Spätaltpleistozäne Ausbreitung über das eurasiatische Verbreitungsgebiet der bis dahin allopatrischen, nächst verwandten Art *Panthera gombaszoegensis* (um die Wende Mittel-/Jungpleistozän schließlich auch über das nordamerikanische Gebiet von *Panthera onca).* Damit Bildung einer weit verbreiteten Altschicht mit bereits unterschiedlichen Merkmalen und teilweise hoher Variabilität in den verschiedenen geographischen Räumen (Abb. 8, 19).

3. Im Mittel- und Jungpleistozän Ausdifferenzierung mehrerer Populationsgruppen mit unterschiedlichen Merkmalen von Schädel, Gebiß und äußerem Erscheinungsbild, verursacht vor allem durch Arealzersplitterungen im Zuge glazialzeitlicher Ereignisse und folgende Wiederherstellung des Populationskontaktes. Dabei parallele Anhebung des Cephalisationsniveaus einerseits in Afrika südlich der Sahara, andererseits wohl im ostsibirischen Raum mit späterer Ausbreitung dieses Merkmals über weitere Populationen (Abb. 10—12, 20, 21).

4. Beträchtliche postpleistozäne Einschränkung des Verbreitungsgebietes durch Rückgang der offenen Landschaften, Konkurrenz des Menschen und eventuell weitere, noch schlecht belegbare Faktoren; damit Herausbildung der heutigen disjunkten Verbreitung.

6. Zusammenfassung:

Die intraspezifische Evolution des Löwen — *Panthera leo* (L.) — wird einerseits anhand der vergleichenden Untersuchung der Merkmalsvariabilität rezenter Löwen, andererseits anhand der Fossildokumentation zu beleuchten versucht.

Die Speziation aus einer *Panthera gombaszoegensis*-ähnlichen Form fand offenbar gegen Ende des Ältestpleistozäns in Afrika statt. Am Ende des Altpleistozäns breitete sich *Panthera leo* in der Alten Welt aus, wobei bereits lokale Merkmalsunterschiede faßbar werden.

Ab dem Altpleistozän scheint die weitere Entwicklung weitgehend autochthon in den einzelnen Regionen abgelaufen zu sein, wobei die klimatischen Ereignisse der Glazialphasen die unterartliche Differenzierung durch Arealzersplitterung und folgende Wiederherstellung der Populationskontakte steuerten. Einerseits in Afrika, andererseits wohl in Sibirien kam es zu paralleler Anhebung des Cephalisationsniveaus verschieden weit über die ursprüngliche Stufe hinaus. Mit dem Riss-Glazial wurde offenbar die Besiedlung der Nearktis eingeleitet, die den Löwen im Jungpleistozän schließlich bis in die nordwestliche neotropische Region führte.

In taxionomischer Sicht lassen sich zwei Unterartgruppen jungpleistozäner und rezenter Löwen unterscheiden:

1. die *spelaea*-Gruppe der nördlichen Holarktis mit *P. leo spelaea* in Europa, *P. leo* ssp. in Sibirien und *P. leo atrox* in Amerika;
2. die *leo*-Gruppe der südlichen Paläarktis, der Äthiopischen und der westlichen Orientalischen Region mit *P. leo leo* in Nordwestafrika, *P. leo persica* in Südwest- und Südasien, *P. leo senegalensis* in West- bis Zentralafrika, *P. leo nubica* im weiteren ostafrikanischen Raum, als eigene Form unsicher zwischen den beiden letzteren *P. leo azandica* im Nordostkongo-Gebiet, ebenfalls unsicher *P. leo bleyenberghi* im Südkongo-Gebiet, ferner *P. leo krugeri* in Südafrika und *P. leo melanochaita* im Kapland. *P. leo leo* und *P. leo persica* erscheinen als nur wenig veränderte Reliktformen altpleistozäner Löwen.

Summary:

An attempt is made to throw light on the intraspecific evolution of the lion — *Panthera leo* (L.) — by means of comparative investigation of variability in recent lions on the one hand, and of fossil documentation on the other.

The speciation originating in a form similar to *Panthera gombaszoegensis* has obviously taken effect at the end of the Lower Pleistocene in Africa. *Panthera leo* spread out in the Old World at the end of the lower Middle Pleistocene when local differences are already distinguishable.

From the lower Middle Pleistocene on the development seems to have proceeded largely autochthonously in the individual regions. In this process the events of the glacial phases directed the subspecific differentiation through the fragmentation of areals and subsequent restoration of contact between the populations. In Africa on the one hand, and probably in Siberia on the other, there were parallel increases in the cephalization level to different degrees beyond the original stage. The distribution in the Nearctic region, which finally brought the lion as far as to the northwest Neotropic region, was apparently begun at the time of the Riss glacial.

From a taxonomic viewpoint two subspecies-groups of Upper Pleistocene and recent lions may be distinguished:

1. the *spelaea*-group of the northern Holarctic region with *P. leo spelaea* in Europa, *P. leo* ssp. in Siberia and *P. leo atrox* in America;
2. the *leo* group of the southern Palaearctic region, the Ethiopian and the western Oriental region with *P. leo leo* in northwest Africa, *P. leo persica* in southwest and south Asia, *P. leo senegalensis* in west to central Africa, *P. leo nubica* in the broader east African region, *P. leo azandica* as an uncertain form between the two last-mentioned in the northeast Congo area,

P. leo bleyenberghi, likewise uncertain, in the southeast Congo area, furthermore *P. leo krugeri* in southern Africa and *P. leo melanochaita* in the Cape Province. *P. leo leo* and *P. leo persica* appear as only slightly varied relict forms of lower Middle Pleistocene lions.

7. Literatur

Adam, E. D.: Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). Quaternaria **1:** 131—144, Rom 1954.

— — : Die Großgliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa. Stuttgarter Beitr. Naturkde. **132:** 1—12, Stuttgart 1964.

Adamson, J.: Frei geboren — Eine Löwin in zwei Welten. Hoffmann u. Campe-Verlag, Hamburg 1960.

— — : Die Löwin Elsa und ihre Jungen. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin 1962.

— — : Für immer frei. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin 1964.

Akaki, K.: On the mane of the lion. Nichi-Do-Sui-Shi **7:** 1—2, 30—34, 1965 (Japanisch).

Allen, J.: Carnivora collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **47:** 73—280, New York 1924.

Antonius, O.: Ein Bild eines asiatischen Löwen. D. Zool. Garten, NF, **11,** 3, Leipzig 1939.

Arambourg, C.: Les faunes mammalogiques du Pléistocène circumméditerranéen. Quaternaria **6:** 97—109, Rom 1960.

Arambourg, C. & Hoffstetter, R.: Le Gisement de Ternifine. Arch. de l'Inst. Paléontol. Hum., Mém. **32,** 1963.

Berggren, S.: Der Löwe schläft in meinem Bett. Albert-Müller-Verlag, Rüschlikon-Zürich 1963.

Bernatzik, H. A.: Typen und Tiere im Sudan. Leipzig 1942.

Blainville, M. H. M. Ducrotay De: Ostéographie des Mammifères. Paris 1839—1864.

Blanford, W. T.: Observations on the geology and zoology of Abyssinia. London 1870.

Bombay Nat. Hist. Soc., Editors of J.: The man-eaters of Tsavo. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **33:** 424—425, Madras 1929.

Bonifay, M.-F.: Carnivores quaternaires du sud-est de la France. Mém. Mus. Nat.

— — : Principaux gisements paléontologiques français du Pleistocène moyen: Essai de classification. Le Quaternaire, Trav. franç. réc. 9e Congr. internat. INQUA, 1973. d'Hist. nat., NS, Sér. C, **21:** 43—377, Paris 1971.

Boule, M.: Les grands chats des cavernes. Ann. Paléont. **1:** 69—95, Paris 1906.

Brass, E: Aus dem Reiche der Pelze. Berlin 1911 (2. Aufl. 1925).

Brehm, A.: Der Löwe keine Katze. Isis: 636—639, Leipzig 1829.

— — : Die Säugetiere, 3. Bd. Bearbeitet v. L. Heck & N. Hilzheimer. Leipzig/Wien 1915.

Brody, S.: Bioenergetics and growth. New York 1945.

Broom, R.: Some South African Pliocene and Pleistocene Mammals. Ann. Transvaal Mus. **21:** 47—49, Cambridge 1948.

Campana, D. Del: Nuove ricerche sui Felini del pliocene italiano. Palaeontographia Italica **21:** 233—291, Pisa 1915.

— — : Carnivori quaternari della tecchia e della caverna di Equi nelle Alpi Apuane (Mustelidi, Canidi, Felidi). Palaeontographia Italica **44:** 1—42, Pisa 1954.

Crusafont Pairó, M. & Casajuana, M. T.: Primer hallazgo del leon de las cavernas, en el Pleistoceno de Cataluna. Inst. Estud. Piren. Cons. Sup. Invest. Cient., pp 521—534, Zaragoza 1950.

Dawkins, W. B. & Sanford, W. A.: A monograph of the British Pleistocene Mammalia. I. British Pleistocene Felidae. London 1866—1872.

Denis, A.: Cats of the World. Houghton Mifflin Company, Boston 1964.

Deraniyagala, P.: Some mammals of the extinct Ratnapura fauna of Ceylon (Part I). Spolia Zeylanica, Geol., Zool., Anthrop. **24:** 19—56, Colombo 1944.

— — : The Pleistocene of Ceylon. Ceylon Nat. Mus. Nat. Hist. Ser., 1—164, Colombo 1957.

Didier, R.: Etude de quelques ossements de *Felis spelaea* Goldfuß de la grotte de la Gondenans-les-Moulins (Doubs). Mammalia **6:** 13—17, Paris 1942.

Dietrich, W. O.: Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. Paleontographica **94:** Abt. A: 43—133, Stuttgart 1942.

— — : Paläontologische Systematik und Nomenklatur. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg **31:** 382—384, Hamburg 1962.

— — : Fossile Löwen im europäischen und afrikanischen Pleistozän. Paläontol. Abh. Abt. A, **3:** 323—366, Berlin 1968.

Eloff, F. C.: Ecology and behavior of the Kalahari lion. In: Eaton, R. (Ed.): The World's Cats, Vol. 1, pp. 90—126, World wildlife safari, Winston 1973.

Ekman, S.: Das Gotlandschaf. Zschr. f. Säugetierkde. **29:** 129—145, Hamburg/Berlin 1964.

Ewer, R.: The fossil carnivora of the Transvaal Caves: Felinae. Proc. Zool. Soc. London **126:** 83—95, London 1956.

— — : Carnivora. In: L. Leakey: Olduvai Gorge 1951—1961, Fauna and Background. Cambridge 1965.

Fabiani, R.: I mammiferi quaternari della regione Veneta. Mem. Istituto Geol. Univ. di Padova, **5** (1917—1918), Padova 1919.

Felix, J.: Über einige bemerkenswerte Funde im Diluvium der Gegend von Leipzig. Sitz. ber. Naturforsch. Ges. zu Leipzig, 35. Jhg. 1908, Leipzig 1909.

Fenton, L. L.: The Kathiavar Lion. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **19:** 4—15, Bombay 1909.

Ferrant, V. & Friant, M.: Quelques caractères de Tigre chez le *Felis spelaea* Goldf. Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat., 2. Ser. **11:** 508—512, Paris 1939.

Ficcarelli, G. & Torre, D.: Upper villafranchien panthers of Tuscany. Paleaontogr. Italica **64** (N. S. 34): 173—184, Pisa 1968.

Filhol, M.: Note sur une portion de machoire de *Felis* trouvée dans la caverne du Gros-Roc, près de Saintes. Bull. Soc. Philomatique de Paris, 8. Ser., **3,** 1, Paris 1891.

Fitzinger, L.: Revision der zur natürlichen Familie der Katzen (Feles) gehörigen Formen. Sitz. ber. kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Classe **58:** 1. Abth., Wien 1868 und **59:** 1. Abth., Wien 1869.

Frechkop, S.: Mammifères. Exploration du Parc National Albert, Fasc. 1. Inst. des Parcs nationaux du Congo Belge. Brüssel 1943.

Freudenberg, W.: Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexico. I. Carnivora. Geol. Palaeont. Abh., NF, **9,** 3, Jena 1910.

— — : Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. Geol. Palaeont. Abh, NF, **12,** 4/5: 1—219, Jena 1914.

Friant, M.: Sur la question des affinités du grand chat des cavernes. Mammalia **4:** 88—93, Paris 1940.

Frick, C.: Alaska's frozen Fauna. Natural History, 30, New York 1930.

Fritsch, K. von: Die Funde des Herrn Pater Gottfried Zumoffen in den Höhlen am Fuße des Libanon. Abh. Nat. forsch. Ges. Halle **19,** Halle 1893.

Gee, E. P.: The management of India's Wild Life Sanctuaries and National Parks. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **54:** 1—21, Bombay 1956.

— — : The Wild Life of India. Collins, London 1964.

Gervais, M.: Zoologie et Paléontologie Françaises. 2. Ed., Paris 1859.

Gobert, E. G. & Vaufrey, R.: Deux gisements extrêmes d'ibéromaurusien. L'Anthropologie **42**, Paris 1932.

Goldfuß, G.: Die Umgebungen von Muggendorf. Erlangen, 1810.

— — : Osteologische Beiträge zur Kenntnis verschiedener Säugthiere der Vorwelt. IV. Über den Schädel des Höhlenlöwen. Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesarea Leopold.-Carol., Nat. Curiosorum, **10**, 2, Halle 1821.

Gray, J. E.: Notes on the skulls of the cats (Felidae). Proc. Zool. Soc. London, London 1867.

Grubb, P.: Variation and incipient speciation in the african buffalo. Zschr. f. Säugetierkde. **37**: 121—144, Hamburg/Berlin 1972.

Guggisberg, C. A. W.: Simba — Eine Löwenmonographie. Hallwag, Bern, 1960.

Hagmann, G.: Die diluviale Wirbeltierfauna von Völklinshofen. 1. Teil: Raubtiere und Wiederkäuer. Abh. zur geol. Spezialkarte v. Elsaß-Lothringen, NF, 3, Straßburg 1899.

Haltenorth, T.: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander. Z. f. Säugetierkde. **11**: 32—105, Berlin 1936, und **12**: 97—240, Berlin 1937.

Haltenorth, T. & Trense, W.: Das Großwild der Erde und seine Trophäen. BLV, München 1956.

Harington, C. R.: Pleistocene remains of the lion-like cat *(Panthera atrox)* from the Yukon Territory and northern Alaska. Canad. J. Earth Sci., **6**: 1277—1288, 1969.

Heck, L. Lebende Tiere — Zwanglose Bilder aus dem Zoologischen Garten zu Berlin. Globus Verlag. Berlin 1899.

— — : Großwild im Etoschaland. Berlin 1955.

Heller, E.: New races of carnivores and baboons from equatorial Africa and Abyssinia. Smithsonian Miss. Coll. **61**, 19, Washington 1913.

Heller, F.: Ein Schädel von *Felis spelaea* Goldf. aus der Frankenalb (zugleich ein Beitrag zum Löwe-Tiger-Problem der diluvialen Großkatze). Erlanger geol. Abh. **7**: 1—23, Erlangen 1953.

Hemmer, H.: Untersuchungen über das Aussehen des altägyptischen Löwen — *Panthera leo nubica* (Blainville, 1843) und seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den benachbarten Löwenunterarten. Säugetierkundl. Mitt. **11**: 117—128, München 1963.

— — : Mitteilung über ein weiteres Exemplar des Kaplöwen — *Panthera leo melanochaita* (Smith, 1842). Z. f. Säugetierkde. **31**: 57—61, Hamburg 1966 a.

— — : Über das Aussehen des altgriechischen Löwen, *Panthera leo* ssp. Säugetierkundl. Mitt. **14**: 297—303, München 1966 b.

— — : Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen *(Pantherinae)*. Teil I. Veröffentl. Zool. Staatssamml. München **11**: 1—121, München 1966 c.

— — : Über das Aussehen der klein- bzw. vorderasiatischen Löwen *(Panthera leo* ssp. bzw. *persica)*. Säugetierkundl. Mitt. **15**: 50—53, 1967 a.

— — : Allometrie-Untersuchungen zur Evolution des menschlichen Schädels und seiner Rassentypen. Fortschritte der Evolutionsforschung Bd. 3. 98 S. Fischer Verlag, Stuttgart 1967 b.

— — : Fossilbelege zur Verbreitung und Artgeschichte des Löwen, *Panthera leo* (Linné, 1758). Säugetierkundl. Mitt. **15**: 289—300, 1967 c.

— — : Zur Aussage von Artbastarden für die Genese der Färbung des Löwen *(Panthera leo)*. Carnivore Genetics Newletter **5**: 93—95, 1968.

— — : Zur Kritik an den Ergebnissen der Allometrieforschung am menschlichen Schädel. Homo **21**: 117—122, 1970.

— — : Intraspezifische Unterschiede der relativen Hirngröße beim Löwen *(Panthera leo* L.). Experientia **27**: 1500—1501, Basel 1971 a.

— — : Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. **1971**: 701—711, Stuttgart 1971 b.

— — : Zur systematischen Stellung von „*Jansofelis vaufreyi*" Bonifay, 1971, und „*Felis lunellensis*" Bonifay, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. **1972:** 215—223, Stuttgart 1972.

— — : Neue Befunde zur Verbreitung und Evolution der pliozän-pleistozänen Gattung *Dinofelis* (Mammalia, Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. **1973:** 157—169, Stuttgart 1973.

— — : Körperproportionsunterschiede bei Pantherkatzen. (Pantherinae). Säugetierkundl. Mitt., im Druck.

— — : Carnivorenreste (mit Ausnahme der Hyänen und Bären) aus den jungpleistozänen Travertinen von Burgtonna (Thüringen). Im Druck.

Hemmer, H. & Schütt, G.: Körpergröße und Extremitätenmasse ältest- und altpleistozäner europäischer Patherkatzen (Genus *Panthera*). Mainzer Naturw. Arch. **9:** 132—146, Mainz 1970.

Heptner, V. G. & Sludskij, A. A.: Mlekopitajuščie Sovetskogo Sojusa. T. II, 2, Chiščnye (Hieny i Koški). Jzdat. „Vyšaja skola", Moskca 1972.

Heuvelmans, B.: Sur la piste des bêtes ignorées. Paris 1956.

Hibbard, C. W. & Taylor, D. W.: Two late pleistocene faunas from southwestern Kansas. Contr. from the Mus. of Paleontol. Univ. of Michigan, Ann Arbor 1960.

Hilzheimer, M.: Die systematische Stellung von *Felis spelaea* Goldf. Sitz. ber. Ges. Nat. forsch. Freunde Berlin, Jhg. 1922: 11—65, Berlin 1924.

— — : Contribution à l'étude de *Felis spelaea* Goldf. Mélanges de préhistoire et d'Anthropologie, pp. 43—50, Toulouse 1939.

Hollister, N.: Some effects of environment and habit on captive Lions. Proc. US Nat. Mus. **53,** Washington 1917.

— — : East african mammals in the United States National Museum. Part I, Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. Smithsonian Institution, US Nat. Mus. Bull. **99:** 1—194, Washington 1918.

Howell, A.: Pathologic Skulls of Captive Lions. J. Mammalogy **6:** 163—168, Baltimore 1925.

Howell, C.: European and northwest African middle pleistocene hominids. Current Anthropology **1:** 195—232, Chicago 1960.

Howells, W.: Evolution of the genus *Homo*. Addison-wesley Publ. Comp., Reading, Mass. 1973.

Jaekel, O.: Prähistorische Löwen aus dem Formenkreis der *Felis spelaea*. Zool. Anz. **70:** 225—236, Leipzig 1927.

Janossy, D.: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil II. Ber. dtsch. Ges. geol. Wiss., A., Geol. Paläont. **14:** 573—643, Berlin 1969.

Jardine, W.: The Natural History of the Felinae. Edinburgh 1834.

Jeannin, A.: Les Mammifères sauvages du Cameroun. Lechevalier, Paris 1936.

Jobaert, A. I.: Le Lion. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises) **25:** 311—324, Leopoldville 1954 a.

— — : Essai de contribution à la zoogéographique du Congo Belge. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises) **28:** 475—481, Léopoldville 1954 b.

Kabitzsch, J.-F.: Die Verwandtschaft von Löwe und Tiger, dargestellt in ihrem Gebiß unter Berücksichtigung der Gebisse von Jaguar und den zwei pleistozänen Großkatzen *Felis spelaea* und *Felis atrox*. Säugetierkundl. Mitt. **8:** 103—140, Stuttgart 1960.

Kahlke, H. D.: Zur relativen Chronologie ostasiatischer Mittelpleistozän-Faunen und Hominoidea-Funde. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation, 1. Aufl.: 84—107, 1962; 2. ergänzte u. erweiterte Aufl.: 91—118, Fischer--Verlag, Stuttgart 1968.

Kahlke, H. D. & Chow, B.-S.: A Summary of stratigraphical and palaentological observations in the lower layers of Chonkoutien, locality 1. and on the chronological position of the site. Vertrebrata Palasiatica **5:** 212—240, 1961.

Kafka, J.: Fossile und rezente Raubtiere Böhmens. Prag 1903.
Kearton, C.: Im Lande des Löwen. Engelhorns Nachf., Stuttgart 1934.
Klähn, H.: Ein Fund von *Felis leo* im Löß von Heitersheim i. B., nebst einer variationsstatistischen Untersuchung bezüglich der Stellung des Fossils zu anderen Feliden. Mitt. d. badischen Geol. Landesanstalt **9:** 353—366, Heidelberg 1923.
Koby, F.-E.: Contribution à l'étude de *Felis spelaea* Goldf. Verh. Nat. forsch. Ges. Basel **52:** 168—188, Basel 1941.
— — : Note sur la patte de *Felis spelaea* Goldf. Eclogae geol. helv. **34:** 319, Genf 1942.
Koci, A., Schirmer, W. & Brunnacker, K.: Paläomagnetische Daten aus dem mittleren Pleistozän des Rhein-Main-Raumes. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. **1973:** 545—554, Stuttgart 1973.
Kortenbout van der Sluijs, O.: Botten uit de Brasemer Meer. Westerheem **8:** 38—42, 1959.
Kretzoi, N.: Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. X^{e} Congrès international de Zoologie à Budapest 1927, 2. Budapest 1929 a.
— — : Felida-Tanulmányok (Feliden-Studien). Budapest 1929 b.
— — : Die Raubtiere von Gombaszök nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. Ann. Mus. Nat. Hungarici **31:** 88—157, Budapest 1938.
Kretzoi, M. & Vertes, L.: Upper Biharian (Intermindel) pebble industry occupation site in western Hungary. Current Anthropology, **6:** 74—87, 1965.
Krumbiegel, I.: Der Löwe. Neue Brehm-Bücherei, Geest & Portig, Leipzig 1952.
Kurten, B.: The age of the Australopithecinae. Stockholm Contrib. in Geol. **6:** 9—22, Stockholm 1960.
— — : The relative ages of the australopithecines of Transvaal and the pithecanthropines of Java. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation: 74—80. Fischer Verlag, Stuttgart 1962.
— — : The Pleistocene Felidae of Florida. Bull. Florida State Mus. **9:** 215—273, 1965.
— — : Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld and Nicolson, London 1968.
— — : Dating the Early Stages of Hominid Evolution. In: Kurth, C.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl., Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
— — : Pleistocene jaguars in North America. Comment. biol. **62:** 1—23, 1973.
Lattin, G. De: Grundriß der Zoogeographie. Fischer, Stuttgart 1967.
Leakey, L. S. B.: Olduvai Gorge 1951—1961, Fauna and Background. Cambridge 1965.
Leakey, M. D.: Discovery of postcranial remains of *Homo erectus* and associated artefacts in Bed IV at Olduvai Gorge, Tanzania. Nature **232:** 380—387, 1971.
Lehmann, U.: Die Fauna des „Vogelherds" bei Stetten ob Lontal (Württemberg). N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. **99:** 33—146, Stuttgart 1954.
Leidy, J.: Description of an extinct species of american lion: *Felis atrox*. Transact. Amer. Philos. Soc. NS **10,** Philadelphia 1853.
— — : Remarks on extinct mammals from California. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1873.
Leonardi, P.: Nuovi resti di mammiferi pleistocenici della caverna Pocala. Atti del Museo civico di storia naturale Trieste **13:** 1—26, Trieste 1935.
Leyhausen, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. f. Tierpsych. **7:** 46—83, Berlin/Hamburg 1950.
Linnaeus, C.: Systema Naturae, T. 1, Ed. 10, Holmae 1758. Photonachdruck, Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.), London 1956.
Lippolt, H. J.: Radiometrische Datierungen im Quartär. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 119—138. Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
Lönnberg, E.: Mammals. In: Sjöstedt, V.: Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas, 1905—1906 (= Yngve Sjöstedt's Zoologische Kilimandjaro-Meru-Expedition 1905—1906). 1. Bd., 2: 1—72, Stockholm 1910.

— — : Mammals collected by the Swedish Zoological Expedition to British East Africa 1911. Kungl. Svenska Vetenskaps. Handlingar, **48**, 5, Uppsala 1912.

— — : On some fossil mammalian remains from East Africa. Arkiv f. Zoologi **29** A, 2: 1—23, Stockholm 1937.

Loveridge, A.: Notes on East African Mammals collected 1920—1923. Proc. Zool. Soc. London 1923.

Lundholm, B.: A skull of a Cape Lioness (*Felis leo melanochaitus* H. Smith). Ann. Transvaal Mus. **22:** 21—24, Cambridge 1952.

Maier, W.: Paläoökologische und zeitliche Einordnung der südafrikanischen Australopithecinen. Zschr. Morphol. Anthrop. **65:** 70—105, 1973.

Malbrant, R.: Faune du Centre Africain Français. 2. ed. Paris 1952.

Malez, M.: Die quartäre Fauna der Höhle Veternica (Medvednica-Kroatien). Palaeontologia Jugoslavica **5:** 1—193, Zagreb 1963.

Matschie: Einige Säugetiere aus dem Hinterlande von Kamerun. Sitz. ber. Ges. Nat. forsch. Freunde Berlin Jhg. 1900: 87—100, Berlin 1900.

— — : Über *Orycteropus, Hystrix, Phacochoerus* und einige andere Säugethiere aus dem Hinterlande von Togo in Deutsch-West-Afrika. Sitz. ber. Ges. Nat. forsch. Freunde Berlin Jhg. 1900: 100—106, Berlin 1900.

Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg/Berlin 1967.

Mazak, V.: Preliminary list of the specimens of *Panthero leo melanochaitus* Ch. H. Smith, 1842, preserved in the museums of the whole world in 1963. Z. f. Säugetierkde. **29:** 52—58, Hamburg/Berlin 1964 a.

— — : A note on the lion's mane. Z. f. Säugetierkde. **29:** 124—127, Hamburg/Berlin 1964 b.

— — : Der Löwe. Das Pelzgewerbe **19:** NF: 3—27, Berlin/Frankfurt/Leipzig/Wien 1968 b.

— — : The barbary lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758); some systematic notes, and an interim list of the specimens preserved in european museums. Zschr. f. Säugetierkde. **35:** 34—45, Hamburg/Berlin 1970a.

— — : Notes on the black-maned lion of the Cape, Panthera leo melanochaita (Ch. H. Smith, 1842), and the revised list of the preserved specimens. Manuscript, 1970 b.

Mazak, V. & Husson, A. M.: Einige Bemerkungen über den Kaplöwen, *Panthera leo melanochaitus* (Ch. H. Smith, 1842). Zool. Mededelingen **37:** 101—111, Leiden 1960.

Meinertzhagen, R.: Some weights and measurements of large mammals. Proc. Zool. Soc. London **108:** Ser. A.: 433—439, London 1938.

Merriam, I. C.: The skull and dentition of an extinct cat closely allied to *Felis atrox* Leidy. University of California. Publ., Bull. Dep. Geol. **5,** 20, Berkeley 1909.

Merriam, I. C. & Stock, C.: The Felidae of Rancho La Brea. Publ. Carnegie Inst. Washington No. **422,** Washington 1932.

Meyer, J. N.: Dissertatio inauguralis anatomica-medica de Genera Felium. Vindobonae 1826.

Moreau, R. E.: Ecological changes in Palaearctic region since the Pliocene. Proc. Zool. Soc. London **125:** 253—295, London 1955.

— — : The bird faunas of Africa and its islands. Acad. Press, London 1966.

Neumann, O.: Die von mir in den Jahren 1892—95 in Ost- und Central-Africa, speziell in den Massai-Ländern und den Ländern am Victoria Nyansa gesammelten und beobachteten Säugethiere. Zool. Jb., Abth. Syst. Geogr. Biol. d. Thiere **13,** 6, Jena 1900.

Noack, T.: Beiträge zur Kenntnis der Säugetier--Fauna von Ostafrika. Jb. Hamburg. Wissenschaftl. Anst. **9,** 1. Hälfte: 75—160, Hamburg 1891.

Oakley, K. P.: The Earliest Tool-Makers. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 257—272, Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.

Owen, R.: On the distinguishing pecularities of the crania of the lion and tiger. Proc. Zool. Soc. London, **2,** London 1834.

Pei, W.-C.: On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. Palaeont. Sinica, Ser. C, **8**, 1, 1934.

Petter, G.: Carnivores pleistocènes du ravin d'Olduvai (Tanzanie). In: Leakey, L. S. B., Savage, R. J. G. & Coryndon, S. C. (Ed.): Fossil Vertebrates of Africa, Vol. 3, pp. 43—100, Acad. Press, London/New York 1973.

Phleger, F. B.: Relative growth and vertebrate phylogeny. Amer. J. of Science **238:** 643—662, New Haven, Connecticut 1940.

Pocock, R. I.: The Lions of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc, **34:** 638—665, Madras 1935.

— — : A pair of Indian lions presented to the British Museum by H. H. the Nawab of Junagadh. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **38:** 382—384, Madras 1935.

Pomel, A.: Paléontologie-Monographies. Les Carnassiers. (Carte géologique de l'Algérie). Algier 1897.

Portis, A.: Di due notevoli avanzi di Carnivori fossili dai terreni tufacei di Roma. Boll. della Soc. Geol. Italiana **26:** 63—87, Rom 1907.

Puschmann, W.: Beobachtungen an männlichen Löwenkastraten im Zoologischen Garten Leipzig. Milu, Wiss. u. kultur. Mitt. a. d. Tierpark Berlin **1:** 289—297, Berlin 1964.

Pycraft, W. P. et. al.: Rhodesian man and associated remains. London 1928.

Reck, H. & Kohl-Larsen, L.: Erster Überblick über die jungdiluvialen Tier- und Menschenfunde Dr. Kohl-Larsen's im nordöstlichen Teil des Njarasa-Grabens (Ostafrika). Geol. Rdsch. **27:** 421—441, Leipzig 1936.

Reichenau, W. von: Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. Abh. Hess. Geol. Landesanstalt **4:** 189—313, Darmstadt 1906.

Rempe, U.: Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169:** 93—140, Leipzig 1962.

Riabinin, A.: Les lions fossiles de la chaine de l'Oural et de la région du Volga. Mém. Com. Geol., NS, **168:** 1—24, Petrograd 1919.

Roberts, A.: New forms of African mammals. Ann. Transvaal Mus. **13:** 82—121, 1929.

— — : Scientific results of the Vernay-Lang Kalahari expedition, March to September, 1930. Mammals. Ann. Transvaal Mus. **16:** 187—249, Cambridge 1935.

— — : Descriptions of some new subspecies of mammals. Ann. Transvaal Mus. **21,** 1, Cambridge 1948.

— — : The Mammals of South Africa. Johannesburg 1951.

Ronnefeld, U.: Verbreitung und Lebensweise afrikanischer Feloidea (Felidae et Hyaenidae). Säugetierkundl. Mitt., **17:** 285—350, München 1969.

Rosen, B. von: Game Animals of Ethiopia. Addis Abeba 1953.

Rousseau, M.: Les Grands Félins dans l'Art de notre Préhistoire. Paris 1967.

— — : Hybrides lion × tigre et lion des cavernes, Säugetierkundl. Mitt. **19:** 1—15, München 1971.

Rühl, W.: Die Raubtiere und Elefanten des sächsischen Diluviums. Palaeontographica, Abt. A, **91:** 9—16, Stuttgart 1940.

Saint-Perier, R. de: Nouvelles Recherches dans la caverne de Montmaurin (Haute Garonne). L'Anthropologie **32:** 193—202, Paris 1922.

Satunin, K. A.: Zur Systematik der Familie Felidae. Mitt. d. Kaukas. Mus. **4:** 238. 256, Tiflis 1909.

Schenkel, R.: Über das Sozialleben der Löwen in Freiheit. Zolli Basel **12,** Basel 1964.

Schmerling, P. C.: Recherches sur les ossements fossiles .. de Liège. Textband, 2, Liège 1834.

Schmid, E.: Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. Z. f. Säugetierkde. **15:** 1—179, Berlin 1940.

Schneider, K. M.: Eine Löwin mit Mähne. Verh. Dtsch. Zool. 1948 in Kiel. 463—467, Leipzig 1949.

Schouteden, H.: Note sur quelques félides mélanisants du Congo belge. Revue de Zool. et de Bot. Africaines **40:** 89—95, Tervuren 1947.

Schütt, G.: Untersuchungen am Gebiß von *Panthera leo fossilis* (V. Reichenau 1906) und *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810). Ein Beitrag zur Systematik der pleistozänen Großkatzen Europas. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **134:** 192—220, Stuttgart 1969.

— — : Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocuta*. Mainzer Naturw. Arch. **10:** 29—76, Mainz 1971.

Schwarzbach, N.: Das Alter der Wüste Sahara. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg. 1953: 157—172, Stuttgart 1954.

Schwidetzky, I.: Die neue Rassenkunde. Fischer-Verlag, Stuttgart 1962.

Selous, F.: African Nature Notes and Reminiscences. London 1908.

Severtzow, M.: Notice sur la classification multisériale des carnivores, spécialement des félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. Revue de Zool. pure et appliquée, 2. Ser. **18,** Paris 1858.

Shortridge, G.: The Mammals of South-West-Africa. Heinemann, London 1934.

Sickenberg, O.: Revision der Wirbeltierfauna der Höhle Petralona (Griech. Mazedonien). Ann. Geol. des pays Hellén. **23:** 230—264, Athen 1971.

Siegfried, P.: Pleistozäne Säugetiere in westfälischen Höhlen. Jh. f. Karst- und Höhlenkde. **2:** 177—191, München 1961.

Simpson, G. G.: Large Pleistocene felines of north America. Amer. Mus. Novit. **1136:** 1—27, New York 1941.

Smee, W.: Exhibition of the skins of a lion and lioness killed in Guzerat. Proc. Zool. Soc. London **1:** 140, London 1833.

— — : Some account of the maneless lion of Guzerat. Transact. Zool. Soc. London **1:** 165—174, London 1835.

Stock, C.: Rancho La Brea — A record of pleistocene life in California. Los Angeles Mus. Publ. **1:** 1—82, Los Angeles 1930.

— — : Is *Felis atrox* of Rancho La Brea a lion or a tiger? Bull. Geol. Soc. America **43:** 290, New York 1933.

Swanepoel, P. D.: Feast of the Kings. African Wild Life **16:** 215—224, Johannesburg 1962.

Thenius, E.: Die Feliden (Carnivora) aus dem Pleistozän von Stránská Skála. Anthropos **20** (N. S. 12): 121—135, Vydává 1972 a.

— — : Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Fischer, Jena 1972 b.

Todd, N. B.: Metrical and non-metrical variation in the skulls of Gir lions. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **63:** 507—520, Bombay 1965.

Toepfer, V.: Tierwelt des Eiszeitalters. Leipzig 1963.

Torre, D.: Analisi di alcune differenze nell'apparato masticatorio dei leoni e delle Pantere. Atti Soc. toscana Sci. nat., Mem. B, **74:** 59—70, Pisa 1967.

Tscherski, I. D.: Wissenschaftliche Resultate der von der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 ausgesandten Expeditionen. IV.: Beschreibung der Sammlung posttertiärer Säugetiere. Mém. l'Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 7. Ser. **40,** 1, St. Pétersburg 1892.

Ullrich, W.: Die letzten indischen Löwen (*Panthera leo persica*) im Gir-Reservat. D. Zool. Garten (NF) **26:** 287—297, Leipzig 1962.

Vangenheim, E. A.: Paleontologičeskoe obosnovanie stratigrafii antropogenovych otloženii severa vostočnoi sibiri. Akad. Nauk SSSR, Trudy geol. inst. **48:** 1—182, Moskva 1961.

Vangenheim, E. A. & Sher, A. V.: Sibirian equivalents of the Tiraspol faunal complex. Palaeogeography, Palaeoclimatol, Palaeoecol. **8**: 197—207, Amsterdam 1970.

Vaufrey, R.: Les Eléphants nains des iles méditerranéennes etc. Arch. Inst. Pal. Hum., Mem. **6**: 1—220, Paris 1929.

Vereshchagin, N. K.: Peščernye Lvy golarktiki. Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. Otcetnaja naučnaja sessija po itogam rabot, 1968, PP. 15—16, Leningrad 1969.

— — : Le lion des cavernes: *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuß et son histoire dans l'Holarctique. Etud. sur le Quatern. dans le Monde, VIII Congo. Inqua, Vol. 1, PP. 463—464, CNRS Paris 1971 a.

— — : Peščernyi lev i ego istorija v golarktike i v predelach SSSR. Akad. Nank SSSR, Trudy Zool. inst., **49**: 123—199, Leningrad 1971 b.

Vernay, A. S.: The lion of India. Natural History 30, New York 1930.

Vöhringer, K.: Entwicklung eines Löwen nach der Kastration. D. Zool. Garten (NF) **33**: 129—131, Leipzig 1966.

Wagner, J.: Die Raubtiere. In: Schreber, J. von: Die Säugthiere. 2. Abt. Erlangen 1841.

Weigel, I.: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkundl. Mitt. **9**, Sonderheft: 1—120, München 1961.

Wells, E. F. V.: Lions wild and friendly. London/Toronto/Melbourne/Sydney 1933.

Whitmore, F. C. & Foster, H. L.: *Panthera atrox* (Mammalia: Felidae) from central Alaska. J. of Paleontol. **41**: 247—251, 1967.

Wojtusiak, K.: Szczatki Lwa jaskiniowego (*Felis spelaea* Goldf.) z. jaskini u „Wierzchowskiej Gornej". Acta Geol. Polonica **3**: 573—592, Warschau 1953.

Woldstedt, P.: Das Eiszeitalter. 3. Bd., 2. Aufl. Enke, Stuttgart 1965.

Wolff, J. Freiherr von: Mammals of Ethiopia and principal Reptiles. Salisbury 1955.

Wright, G. & Skaryd, S.: Do fossil elephants date the south African australopithecines? Nature **237**: 291, London 1972.

Wurm, A.: Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Säugetierfauna von Mauer a. d. Elsenz (bei Heidelberg). I. *Felis leo fossilis*. Jahresber. u. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., NF **2**: 77—102, Stuttgart 1912.

Yates, C.: The Kruger National Park. London 1935.

Zelizko, J.: Eine kleine Löwenart aus dem südböhmischen Diluvium von Wolin. Jb. Geol. Reichsanstalt Wien **68**: 113—118, Wien 1918.

Zukowsky, L.: Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere der nördlichen Teile Deutsch-Südwestafrikas, unter besonderer Berücksichtigung des Großwildes. Archiv f. Naturgesch. **90**, A, 1: 29—164, Berlin 1924.

— — Eine neue Löwenrasse als weiterer Beleg für die Verzwergung der Wirbeltierfauna des afrikanischen Osthorns. Milu, Wiss. u. Kultur. Mitt. a. d. Tierpark Berlin **1**: 269—273, Berlin 1964.

Anschrift des Verfassers:

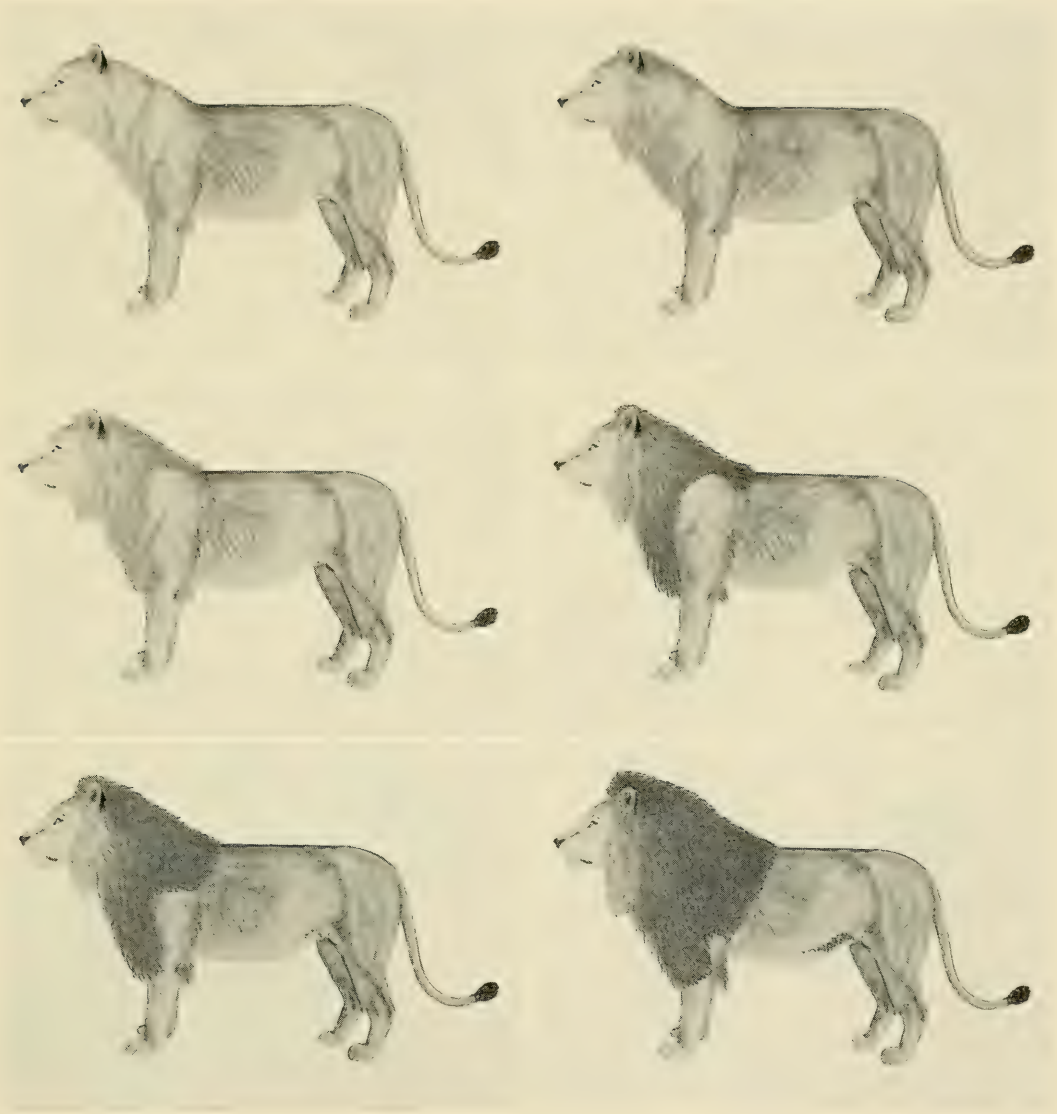
Dipl.-Biol. Dr. Helmut Hemmer, 65 Mainz,
Institut für Zoologie der Universität.

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis XII

Erklärung zu Tafel I

Entwicklungsreihe I der Löwenmähne (bauchmähnenloser Typ). Verschiedene Abstufungen der Mähnenstärke von praktisch mähnenlos bis zur Endstufe maximaler Hals- und Schultermähnenentwicklung. (Anfangsstufe gezeichnet nach einem indischen Löwen im Museum Wiesbaden.)



Erklärung zu Tafel II

Entwicklungsreihe II der Löwenmähne (Bauchmähnentyp). Frühe Entwicklung von Bauchmähne und Hinterarmmähne bei den gleichen Abstufungen der Hals- und Schultermähnenentwicklung wie auf Tafel I.

Erklärung zu Tafel III

Fig. 1 (oben): Aus Südwestafrika importierter Löwe im Zoo Rotterdam.

Fig. 2 (Mitte): Typische Mähnenform bei Massailöwen. Zeichnung nach einem montierten Exemplar im Senckenberg-Museum, Frankfurt/M.

Fig. 3 (unten): Mähnenloser Löwe aus dem Kilimandjaro-Gebiet im Museum Alexander Koenig, Bonn.

Erklärung zu Tafel IV

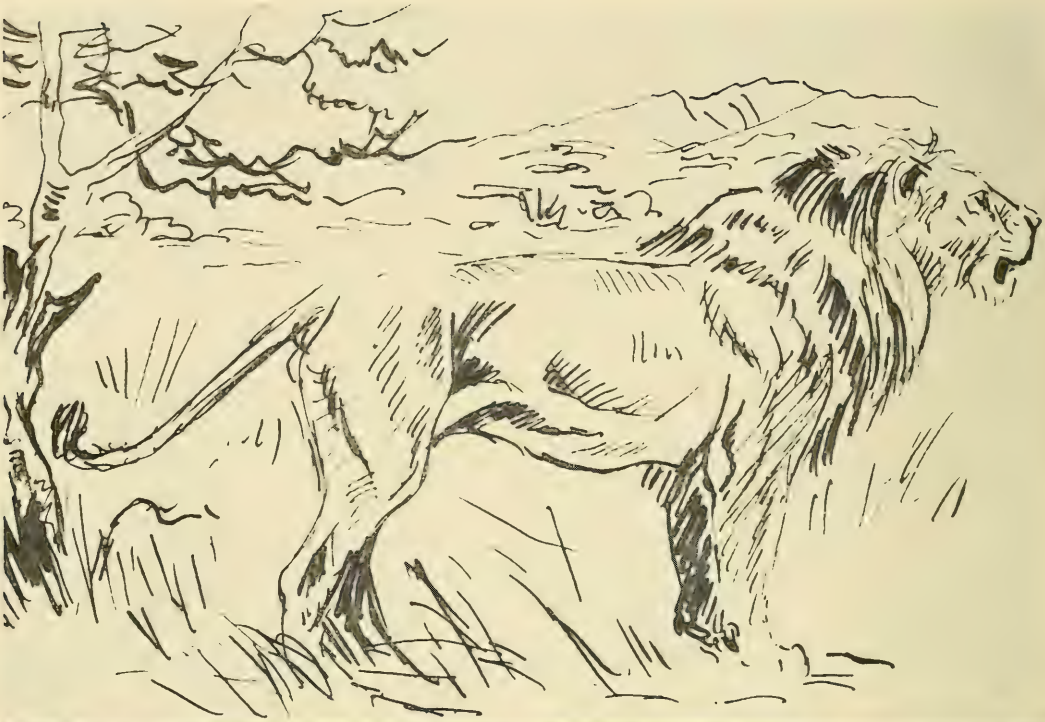
Fig. 1 (oben): Kreuzungstier Berberlöwe ♂ × ostafrikanischer Löwe ♀ im Museum Århus (Photo Naturhistorisk Museum Århus).

Fig. 2 (unten): Löwe im Naturhistorischen Museum in Wien, etikettiert mit „Ostafrika 1917".

Erklärung zu Tafel V

Fig. 1 (oben): Somalilöwe aus Ogaden im Naturhistorischen Museum Wien. Holotypus von *Panthera leo webbiensis* Z u k o w s k y 1964.

Fig. 2 (unten): Somalilöwe aus dem Gebiet des unteren Webbi Shebeli (Hinterland von Mogadisho) im Zoo Osnabrück. Paratypoid von *Panthera leo webbiensis* Z u k o w s k y 1964.



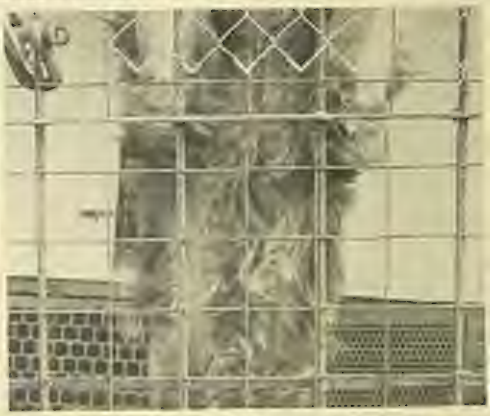
Erklärung zu Tafel VI

Fig. 1 (oben): Skizze eines typischen abessinischen Löwen von v o n W o l f f.

Fig. 2 (unten): Angeblich abessinischer Löwe im Berliner Zoo (nach 1936; Photo Archiv Zoo Berlin).

Erklärung zu Tafel VII

Fig. 1 (oben): Löwe aus der „Berberei" im Zoologischen Museum der Universität Zürich.
Fig. 2 (unten): Löwin aus der „Berberei" im Zoologischen Museum der Universität Zürich.



Erklärung zu Tafel VIII

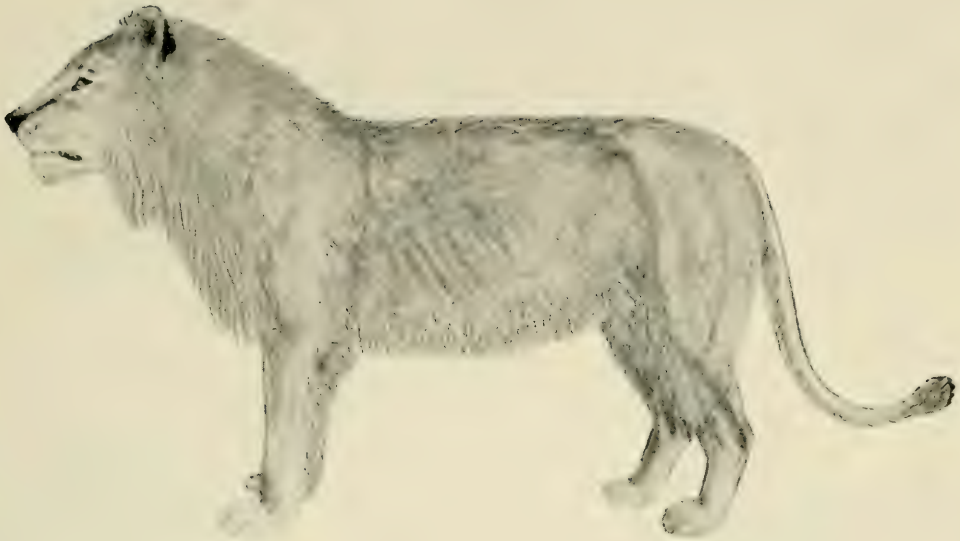
Fig. 1 und 2 (oben): Wohl berberstämmiger Löwe im 2. Lebensjahr (Menagerie N i e b l i n g, früher Mainz). Getrennte Anlage der verschiedenen Mähnenbezirke.

Fig. 3 und 4 (Mitte): Gleicher Löwe wie in Fig. 1 und 2, $1^1/_2$ Jahre später aufgenommen. Geschlossene, über die Hintermähne reichende Hals- und Schultermähne und durchgehende Bauchmähne.

Fig. 5 (unten): Wohl berberstämmiger Löwe im Zirkus A l t h o f f.

Erklärung zu Tafel IX

Erscheinungsbild von Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II (vgl. Tafel II) bei allgemeiner Haarverlängerung: Verschwinden der ziemlich scharfen Grenzen zwischen normalem Körperfell und Bezirken mit mähnenartig verlängertem Haarwuchs, Entstehung mehr kontinuierlicher Übergänge. Zum Vergleich mit Tafel II dargestellt zweites und vorletztes Entwicklungsstadium.



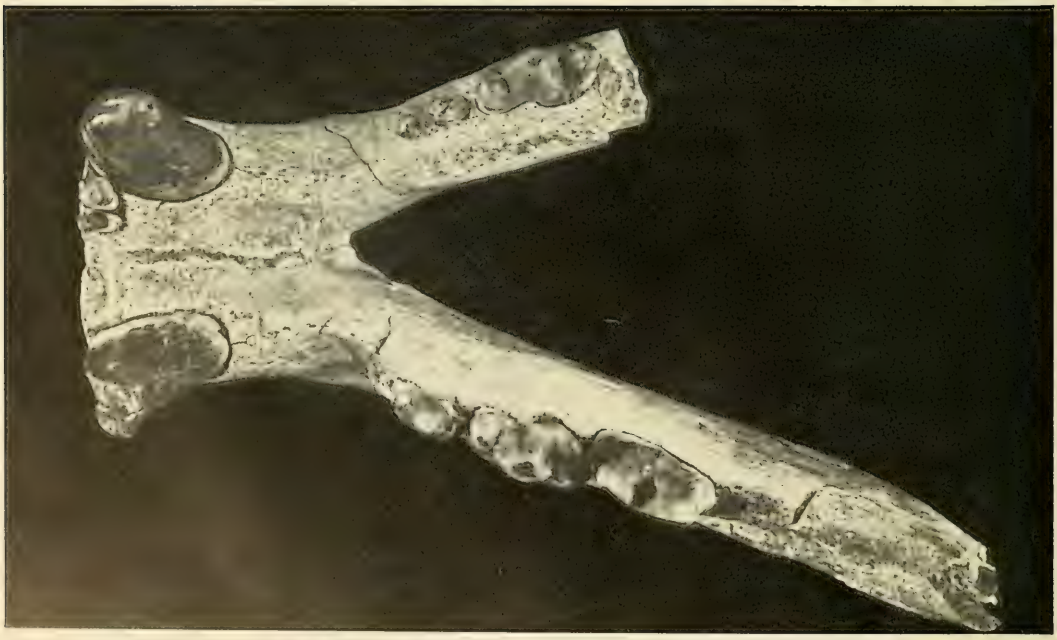
Erklärung zu Tafel X

Fig. 1 (oben): Indischer Löwe (♂ ad.) im Naturkunde-Museum Wiesbaden (Zeichnung des Verf.).

Fig. 2 (unten): Löwe aus Gudscharad im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Erklärung zu Tafel XI

Formähnlichkeit des Unterkiefers bei dem Löwen von Olduvai (aus L e a k e y 1965) und einem auf gleiche Größe gebrachten Mandibelbruchstück aus den Mosbacher Sanden (Naturhistorisches Museum Mainz) (dunkel hineinkopiert).



Erklärung zu Tafel XII

Unterkiefer von *Panthera leo fossilis* aus den Mosbacher Sanden bei Wiesbaden-Biebrich (Paläontologisches Institut der Universität Mainz).

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG

MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
JUL 14 1975
HARVARD
UNIVERSITY

Die Bedeutung der „Sinnesgreifhände“ für die stammesgeschichtliche Entwicklung des Menschen

von

Otto, Rigolf und **Hilke Hennig**

(Mit 29 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 281—369	München, 1. Okt. 1974

Die Bedeutung der „Sinnesgreifhände“ für die stammesgeschichtliche Entwicklung des Menschen

von

Otto, Rigolf und **Hilke Hennig**

(Mit 29 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 281—369	München, 1. Okt. 1974

Meiner lieben Frau Charlotte

und

unserer lieben Mutter

zugeeignet.

„Wissen und Handeln:
Eine Einheit?
Eine Zwieheit?
Edel, wer sie als Einheit besitzt,
klug, wer sie sondert,
aber groß, wer das Gesonderte zu einer
Ehe der Begriffe zusammenschmilzt".

Tilmar HENNIG † 1963

Inhaltsverzeichnis

Seite

Die Sinnesgreifhand in medizinischer Betrachtung 285
Das Wunder der Fingerbeere 287
Der gewebliche Aufbau der Fingerbeere und ihre Leistungsfähigkeit 287
Die Entwicklungsgeschichte der Hand und des Armes 291
Die Vierfüßler 292
Die waagerecht ausgerichtete Bauweise der Vierfüßler 293
Die Dryopithecinen 294
Die Menschenaffen als Hangler (Brachiatoren) 295
Das Hanglertum oder die Brachiation 297
Das räumliche Sehen 301
Die Anpassung der Menschenaffen an das Baumleben 301
Die Aufspaltung der Menschenaffen 302
Schimpanse und Mensch 303
Der Hakenhandgang der Summoprimaten 304
Die Vormenschen 306
Die Menschwerdung (Hominisation) 308
Die Zweifüßigkeit (Bipedie) 310
Die anatomischen Voraussetzungen für den aufrechten Gang 311
Die Vorteile der aufrechten Körperhaltung 319
Ramapithecus und *Autralopithecus* 322
Die ersten Waffen und Geräte des Vormenschen 325
Die Ernährung des Vormenschen 327
Die Hordenbildung beim Vormenschen 327
Der *Homo erectus*. Die ersten Anzeichen des Verstandes 338
Der Beginn des Acheuléen 338
Das fortgeschrittene Acheuléen 343
Nachteile der aufrechten Körperhaltung 350
Störung in der Zusammenarbeit zwischen Großhirn und Stammhirn 351
Die Sinnesgreifhand in Beziehung zu Stammbaum, Hanglertum, Hakenhandgang, Zweifüßigkeit und Großhirnentfaltung 353
Der Stammbaum der Summoprimaten 354
Die Handfertigkeit 355
Atavismen und stammesgeschichtliche Vererbungen 356
Erbkoordination 359
Verhaltensformen 360
Zusammenfassung und Summary 365
Schrifttum 367

Die Verfasser danken Herrn Landeskonservator Dr. Theodor Haltenorth, Zoologische Staatssammlung München, für mancherlei Anregungen, Schrifttumshinweise und für die Durchsicht des Manuskriptes.

Die Sinnesgreifhand in medizinischer Betrachtung

In fast allen Abhandlungen über die Hand wird sie stets als ein Wunderwerk dargestellt, deren Leistungen erst die Voraussetzung für unser menschliches Dasein bedeutet. So schreibt der Chirurg Ernst von Bergmann über das „Wunder der Hand": ....„Form und Bau der Hand machen sie dem Geist gefügig, der durch sie die Macht zur Ausführung seiner Gedanken erhält. Mit ihr formt und bildet, gibt, reicht, nimmt und herrscht er. Allzeit ist sie fertig und bereit, ihm zu dienen und seinen Willen zu vollstrecken. Wie innig Geist und Hand verbunden sind, zeigt unser Sprachgebrauch, dem das Verstehen ein ‚Begreifen' ist" ... Und der Orthopäde Max Lange äußert sich über die Hand: ...„Sie ist das Symbol der Menschheit in ihrer ganzen Entwicklung. Die Leistungen des Menschengeschlechtes hängen weitgehend mit der Vollkommenheit der Menschenhand zusammen. Die Entwicklung der Kultur und Zivilisation wäre ohne hochwertige manuelle Leistungen unmöglich gewesen".

In der Tat hat die Vielfalt der Bewegungsmöglichkeiten der Hand selbst im jetzigen Zeitalter einer höchst vollkommenen Technik sich nicht überall durch maschinelle Hilfsmittel ersetzen lassen. Darüber hinaus kommt aber der Hand in der Stammesgeschichte des Menschen aus einer ganz anderen Blickrichtung eine überragende Bedeutung zu. In dem Streit der Meinungen, ob der aufrechte Gang oder die Greifhand in dem Absprung der Hominiden von den Hominoiden eine ausschlaggebende Rolle spielte, dürfte heute wohl allgemein der Entwicklung der Greifhand der Vorrang zugesprochen werden.

Auf einer Tagung in Bad Homburg 1966, zu der die Werner-Reiners-Stiftung für anthropogenetische Forschung Anthropologen, Zoologen, Verhaltensforscher, Geologen, Paläontologen, Anatomen und Physiologen eingeladen hatte, wurden die neuesten Erkenntnisse zum Thema „Handgebrauch zur Verständigung bei Affen- und Frühmenschen" besprochen. Auch hier wurde hinsichtlich der Menschwerdung das Manipulationsvermögen der Summoprimaten in den Vordergrund gestellt und die Fähigkeit der Vor-Affenmenschen, bereits primitive Waffen führen zu können, erörtert. So überzeugend auch die Beweise vorgetragen wurden, die „Greifhand" für die Entwicklung des Menschen verantwortlich zu machen, so hat man sich bisher doch nur mit der halben Wahrheit begnügt und den „Sinnesleistungen" der Hand zu wenig Bedeutung geschenkt.

Unsere Hand besitzt eine Doppelaufgabe. Sie ist eine Greifhand und in gleichem Maße auch eine Tasthand. Eine Hand mit Fingerfertigkeit und Fingerspitzengefühl. In dieser Prägung ist sie sogar ein sechstes Sinnesorgan, wobei die räumliche Nahorientierung das Primäre unseres Handgebrauches, das Manipulationsvermögen das Sekundäre darstellt. Erst der gewebliche Ausbau der Fingerbeeren für eine toktile Gnosis bedeutet die Voraussetzung

für eine funktionelle Leistungsfähigkeit der Hand, die sich durch Zusammenspiel beider Tätigkeiten als „Sinnesgreifhand" darstellt.

An dieser Erkenntnis ist man bisher in der Frage der Menschwerdung vorbeigegangen, und doch ermöglichte erst die Ausbildung einer Sinnesgreifhand letztlich die neuartige Hangelfortbewegung der Menschenaffen in den tropischen Urwäldern nach ihrer Entwicklung aus den wandlungsfähigen Dryopithecinen. Durch Anpassung an ihr neues Dasein, das Millionen von Jahren dauerte, vollzog sich hier die Umformung ihres Körpers aus der waagerecht ausgerichteten Bauweise der Tieraffen (Vierbeiner) zu der senkrecht ausgerichteten der Menschenaffen. In diesen entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen — und in nichts anderem — ist der grundlegende Umbruch in der Stammesgeschichte der Primaten und der weitere Weg zum Menschen zu suchen.

Es ist kein Zufall, wenn hier aus ärztlicher und im besonderen aus chirurgischer Sicht zur Frage der Menschwerdung, sowie zur Bedeutung der Hand als Einleiter dieser Entwicklung Stellung genommen wird. Neben den zuständigen Fachgebieten der Paläontologie, Anthropologie, vergleichenden Anatomie, Immunologie, Verhaltungsforschung u. a. ist nicht zuletzt die Chirurgie berufen, an der Lösung einer der ältesten, die Menschheit bewegenden Frage mitzuwirken. In diesem besonderen Falle erscheint die Wiederherstellungschirurgie dazu ausersehen, in gezielter Weise Antworten aus der Fülle ihrer praktischen Erfahrungen zu geben. Gerade bei Handverlust und Handschädigungen spielt die Wiederherstellung der Tast- und Greifhand die grundsätzliche Rolle.

Bei der Entwicklung der plastischen Operationstechnik in der Handchirurgie hatte man das räumliche Tastvermögen vollkommen außer Acht gelassen und sich nur auf die Wiederherstellung bzw. den Ersatz verlorengegangener Finger oder Hände im Sinne des Greifens beschränkt und damit einen Mißerfolg erlebt. Eine Hand ohne räumliches Tastgefühl ist praktisch wertlos. Die chirurgische Herstellung eines Handersatzes gelingt nur dann voll, wenn durch Überkleiden mit nervendurchsetzter Haut der Hand- oder Fingerstumpf wieder gefühlstüchtig gemacht wird.

Leider ist das Wissen von der überragenden Bedeutung der räumlichen Wahrnehmung bisher noch nicht Allgemeingut und daher auch in der anthropologischen Betrachtung zur Menschwerdung in seiner Bedeutung nicht genügend erkannt worden.

In einer Betrachtung der Sinnesgreifhand des Menschen werden wir zunächst nur auf den anatomischen Aufbau und die Leistungen der Sinneshand, die im wesentlichen den Tastorganen in den Fingerbeeren entsprechen, eingehen. Hier sei nur eine kurze, aber unübertreffliche Erläuterung des Wesens der Greifhand angeführt, mit der der Wiener Anatom Hyrtl bereits in der Mitte des 19. Jh. in seinem Lehrbuch der Anatomie seine Betrachtungen über die Hand einleitet: ... „Schulter, Oberarm und Vorderarm wurden nur der Hand wegen geschaffen, deren Beweglichkeit und Verwendbarkeit durch ihre Befestigung an einer langen und mehrfach gegliederten Knochensäule erheblich gewinnen muß. Das aus 27 Knochen beste-

hende und durch 40 Muskeln bewegliche Skelett der Hand, in welchem Festigkeit mit geschmeidiger und vielseitiger Beweglichkeit sich auf die sinnreichste Weise kombiniert, bewährt sich für die roheste Arbeit wie für die substilsten Arbeiten im gleichen Grade geschickt und entspricht durch seinen wohlberechneten Mechanismus vollkommen jener geistigen Überlegenheit, durch welche der Mensch, das an natürlichen Verteidigungsmitteln ärmste Geschöpf, sich zum Beherrscher der lebenden und leblosen Natur aufwirft" ... Der Mechanismus der Greifhand findet später bei der Besprechung der Handentwicklung in der Stammesgeschichte der Menschenaffen mit Anpassung an die Hangelfortbewegung seine Würdigung.

Das Wunder der Fingerbeere

Die Fingerbeeren der menschlichen Hand sind Tastorgane von höchstem Wahrnehmungsvermögen. Hier, an den Fingerendgliedern, hat die Natur in besonderen Tastballen eine derartige Anhäufung von Nervenendigungen und Tastapparaten auf engstem Raum geschaffen, wie sie sonst nur noch an der Zunge und den Lippen vorkommen. Die Reizschwelle fein abgestimmter Betastung liegt daher an den Fingerbeeren sehr niedrig. Erst mit diesem gesteigerten Fingerspitzengefühl kann der Mensch sich stets, auch in der Dunkelheit, eine räumliche Vorstellung seiner nächsten Umgebung verschaffen, zumal es in seinem räumlichen und stofflichen Unterscheidungsvermögen unter ständiger Übung eine so hohe Zuverlässigkeit aufweist, daß es von allen Sinnesorganen den wenigsten Täuschungen unterworfen ist.

Wie wurde die Aufgabe gelöst, einen so hochempfindlichen Gefühlsapparat, der für den Menschen eine seiner wichtigsten Sinnesorgane darstellt, in den äußerlich so unscheinbaren Fingerbeeren unterzubringen, dazu an der gefährdesten Stelle der Hand, ohne daß an den feinen Tastorganen durch Druckbelastung tagaus, tagein, ein ganzes Leben lang, auch nur die geringste Abstumpfung oder Abnutzungsschäden sich zeigen?

Die Natur vollbrachte dies in ebenso einfacher wie genialer Weise, indem sie zwischen dem für ihre besondere Aufgabe abgewandelten Tastkörperbereich dicht unter der Haut der Fingerbeere und dem Periost der Endphalange ein druckfestes Kammersystem einbaute, das gleichzeitig für eine ständige beste Aufnahmebereitschaft für äußere Reize sorgt und einen Dauerschutz für die Tastorgane sichert.

Der gewebliche Aufbau der Fingerbeere und ihre Leistungsfähigkeit

Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen die einzelnen Fingerglieder von der Greiffläche her ziemlich gleichartig gestaltet. Doch bei genauer Untersuchung fühlt sich die Fingerbeere prall elastisch an und ihre Haut ist gegen die Unterlage nicht verschiebbar. Schon das Papillarsystem und seine Zusammensetzung aus wenigen großen Leistenkurven ist auf den verfeinerten

Abb. 1: Druckkammersystem der Fingerbeere des Menschen in Längs- und Querschnitt.

Raumsinn der Fingerbeere eingestellt. Der ganze Bindegewebsaufbau der Fingerbeere reagiert auf Druck, wie Benninghoff auch an anderen Hautpartien nachwies, doch ist er hier so abgewandelt, wie er in gleicher Form im Gesamtorganismus nicht seinesgleichen findet (Abb. 1).

Von dem Unterhautbindegewebe aus verlaufen straffe, mit elastischem Gewebe durchsetzte Sharpeysche Bindegewebsfasern leicht konvergierend senkrecht zu ihrem Widerlager der Diaphyse der Endphalange. Diese Fasern umschließen lange, röhrenförmige Kammern, die dicht aneinander gelagert sind und deren Lichtungen sich knochenwärts etwas verengen. Die Röhren sind mit kleinen Fettträubchen, die hier kein Speicher- sondern Baufett darstellen, so prall ausgefüllt, daß der Inhalt ständig unter Druck steht. Bei einem Schnitt in die Fingerbeere springen diese Fetträubchen wie Spiralen aus einer beschädigten Matratze heraus. Da die Summe der Druckkammern einem Wasserkissen vergleichbar arbeitet, können sie jeden Druck gegen den Tastballen ausgleichen und zusätzlich sogar durch federndes, seitliches Ausschwingen der Tastballen ein elastisches, gewissermaßen saugendes Anschmiegen der Haut an den abzutastenden Gegenstand begünstigen.

Blutgefäße, Lymphbahnen und Nerven zur Versorgung der Fingerbeere verlaufen in Spalten der Seitenkanten der Fingerendglieder. Ein großer arterieller Arcus versorgt den Tastballen einschließlich der Diaphyse der Endphalange als funktionelle Einheit. Dagegen wird der proximale Abschnitt des Endgliedes von einem zweiten kleineren Arcus gespeist, der sein Blut gesondert aus dem anschließenden Fingerglied erhält. Diese anatomische Besonderheit spielt bei dem Verlauf eines Panaritiums eine entscheidende Rolle. Deshalb soll noch am Rande erwähnt werden — was für die Einmaligkeit des anatomischen Aufbaues des Tastballens spricht — daß das „Wunder der Fingerbeere“ dem Finger andererseits zum Verhängnis werden kann und ein Drama heraufbeschwört, wenn sich im Druckkammersystem eine Infektion ausbreitet. Hier erweisen sich die langen, schmalen Druckkammern mit ihren Verankerungen am Periost der Diaphyse der Endphalange geradezu als eine Falle, da die Infektion nicht nach den Seiten ausweichen kann, sondern sich auf vorgebildeten Bahnen sofort in die Tiefe bis zum Knochen erstreckt und in einem vernichtenden Verlauf sehr früh zu einer Knochenzerstörung führen kann.

Die sensiblen Nervenendbahnen laufen nicht unmittelbar zum Tastkörperchenbereich unter der Haut der Fingerbeere, sondern bilden nach Ver-

änderung ihrer Hüllen dicht unter der Haut mehrfach hintereinander, parallel zur Haut sich erstreckende netzförmige Fasergeflechte mit vielfachem Faseraustausch. Zuletzt verbinden sie sich durch „Aufpinselung" ihrer Endfasern und damit zur Oberflächenvergrößerung der Neurofibrillenbündel mit den in und unter der Haut gelegenen, schichtförmig angeordneten Tastkörperchen für die Grundeigenschaften der Hautwahrnehmung (Berührung, Druck, Schmerz, Wärme, Kälte). Zu oberst zweigen von den Nervenfasergeflechten des Unterhautbindegewebes feinste Fäserchen ab, die sich in das Epithel hineinschlängeln und der Schmerzempfindung dienen. Merkelsche Tastzellen liegen im Verband der unteren Epidermis einzeln oder in Gruppen, während die großen Meißnerschen Tastkörperchen dicht unter der Epidermis anzutreffen sind und als Druck- und Sinnesorgane angesprochen werden. In der nächsten Schicht, im Unterhautbindegewebe, liegen die Krausschen Endkolben als Kälte- und die Ruffinischen Körperchen als Wärmerezeptoren. Noch tiefer finden sich die Golgi-Mazzonischen Körperchen für Druckempfindung und als größte Gebilde die Lamellenkörperchen. Alle diese Sinnesorgane sind Empfangsapparate für Außenreize. Von hier aus wird die Erregung durch Nervenbahnen den Sinneszentren der hinteren Zentralwindung der Großhirnrinde zugeleitet und dort in Empfindung umgesetzt.

Die räumliche Orientierung der Fingerbeere kommt dadurch zustande, daß die sensiblen Punkte der Tastkörperchen mit mehr als einem Nervenfäserchen Verbindung nehmen. So konnte Weddel zeigen, daß in einem Hautabschnitt mit guter taktiler Gnosis, wie in den Fingerbeeren, jeder sensible Reizpunkt von zwei bis drei Nervenfäserchen versorgt wird, die von verschiedenen Richtungen einstrahlen und in einem einzelnen Meißnerschen Tastkörperchen enden. Durch die enge räumliche Anordnung der einzelnen sensiblen Endorgane können auch abgestufte grobe und feine Reize gleichzeitig wahrgenommen werden.

Die taktile Gnosis ist ein zusammengesetzter Tasteindruck. Sie ist komplexer als Hören und Sehen, da sie stets aus einer Mischung von zwei oder mehr Grundreizen entsteht, um dann in einem entsprechenden Projektionsfeld der Hirnrinde zusammengefügt verwertet zu werden. Die Stärke und Genauigkeit der taktilen Gnosis hängt letzten Endes von der Zahl der ein Hautstück versorgenden Nervenfäserchen ab. So enthält jeder qcm der Fingerbeeren über 200 Nervenendigungen.

Von Bedeutung ist noch die Tatsache, daß die Fingerbeeren mit Leisten bedeckt sind, die als individuelle Anlage auch zum Fingerabdruck verwendet werden. Es handelt sich um Epidermisleisten, die mit Schweißdrüsenöffnungen oder Poren gesäumt sind und über zwei Reihen von Coriumpapillen liegen. Nach Hunner „dienen diese Leisten auf der hochspezialisierten Tastfläche der Fingerbeeren offensichtlich zur besseren und klareren stereognostischen Unterscheidung, ähnlich wie die Kreuzschraffierung bei der Bildreproduktion bessere Kontraste gibt". Der empfindlichste Teil der Fingerbeere ist die zentrale Schlinge oder der Wirbel dieser Tastleisten.

Die überragende Bedeutung des Raumerkennens (Stereognosis), d. h. un-

ter Ausschluß unserer Augen Gegenstände nur durch Betasten dreidimensional zu erkennen und allein schon durch Abtasten mit einem Finger Aussagen über Größe, Oberfläche, Form und Beschaffenheit zu machen, beweist uns auch die an das Wunderbare grenzende Leistungsfähigkeit des Blinden, der den Verlust unseres wichtigsten Sinnesorganes, des Auges, weitgehend mit seiner „Sinneshand“ auszugleichen vermag. So kann er durch einfaches Befühlen erhabener Buchstaben die Blindenschrift lesen. Blinde Taucher, die in neuerer Zeit für schwierige Unterwasseraufgaben ausgebildet werden, können sich bei den heutigen schlechten Sichtverhältnissen unter Wasser mit dem Gefühl ihrer Hände besser zurechtfinden als Gesunde.

Kehren wir jetzt nochmals zu dem Handersatz in der Wiederherstellungschirurgie zurück, so verstehen wir, warum die alte Technik der „Kunsthand“ zu keinem Erfolg führen konnte und in dem Lehrsatz unserer alten Meister „Der Stumpf ist die beste Prothese“ eine unerschütterliche Wahrheit liegen mußte.

Bereits die Erfindung des Krukenbergarmes bei Handverlust brachte trotz seines wenig ästhetischen Anblickes — des krebsscherenartigen Unterarmstumpfes — einen wirklichen Fortschritt. Der gespaltene Unterarm wurde durch einen plastischen Eingriff zu einem Scherenmechanismus ausgebaut, bei dem die beiden Scherenteile, Elle und Speiche, mit räumlich empfindender Haut überkleidet sind und so unmittelbar zu kleinsten Arbeiten gebraucht werden.

Aber erst als es Zrubeky gelang, durch ein eigenes Operationsverfahren die Fingerkuppensensibilität wiederherzustellen und damit die schwer gestörte funktionelle Leistung der Hand weitgehend zu verbessern, indem er mit gefühlsbetonter Haut plastisch Fingerstümpfe deckte, waren hoffnungsvolle Zukunftsaussichten für die funktionelle Wiederherstellungschirurgie zu erwarten, und zwar auch dann, wo im Falle eines Mißerfolges der Nervennaht keine Rückkehr zur Sensibilität mehr möglich war.

Kreuz schreibt darüber in seiner Einleitung zu Zrubekys Veröffentlichung „Die Hand als Tastorgan des Menschen“ ... „Ich sehe es als ein großes Verdienst von Zrubeky an, daß er für einen Teil der Finger- und Handstümpfe diese brennende Problematik praktisch erfolgreich gelöst hat“ ...

Mit diesen grundlegenden Erkenntnissen über die Bedeutung der Tasthand für den Handgebrauch, die aus der praktischen Wiederherstellungschirurgie gewonnen wurden, ist der Beweis erbracht, daß nur die Doppelleistung von Fühlen und Greifen die menschliche Hand voll gebrauchsfähig macht, und daß sie der Verlust der Sensibilität zu einem minderwertigen Greiforgan herabsinken läßt, selbst wenn ihre Muskelkraft und Beweglichkeit unversehrt geblieben ist.

Einen überzeugenden Beweis für die Unersetzlichkeit eines plastischen Fühlens beim Handgebrauch liefert uns ein einfacher Versuch, in dem der Chirurg durch eine örtliche Betäubung der Finger in Höhe der Grundgelenke das Gefühl für die Fingerbeeren ausschaltet. Jetzt ist trotz vollkomme-

nen Erhaltenseins des Greifmechanismus jede geordnete Hantierung unmöglich.

Diese Tatsachen gewinnen höchste Bedeutung für die Menschwerdung, nachdem heute die Leistungen der Greifhand in den Mittelpunkt der Erörterungen über die Evolution gestellt werden. Ohne Einbeziehung der Sinneshand bleibt die neue Theorie nur ein Torso. Erst nach Ergänzung durch die Sinneshand zur Sinnesgreifhand erhält die moderne Deutung der Menschwerdung eine sichere Grundlage und erst jetzt können wir für die ehemalige Brachiation auch unserer menschlichen Vorfahren unwiderlegbare Beweise erbringen.

Die Entwicklungsgeschichte der Hand und des Armes

Nach den notwendigen einleitenden Erörterungen über den geweblichen Aufbau der Fingerbeere des Menschen mit ihrer überreichen Anhäufung von Tastzellen verschiedener Reizqualitäten, stufenförmig angeordnet und zu räumlicher Empfindung vielnervig miteinander verknüpft, die dazu zur Sicherung einer starken Aufnahmebereitschaft von einem eigens dafür abgewandelten Druckkammersystem in Dauerspannung gehalten und gegen Abnützung, sowie Druckschädigungen geschützt werden, kommen wir nun zu unserem eigentlichen Thema: Wann, wo und wie hat sich diese Sinnesgreifhand mit ihrer sehr leistungsfähigen räumlichen Nahorientierung entwickelt? Welche Antriebe gingen davon für die Menschwerdung aus? Welche kritischen Betrachtungen ergeben sich für die heutige Vorstellung über den Stammbaum der Primaten?

Wenn wir hierzu Stellung nehmen wollen, so müssen wir weit in die Stammesgeschichte der Organismen zurückgehen, um den Ursprung der menschlichen Hände zu erkunden. Bereits mit den paarig angelegten Brust- und Beckenflossen der Fische entstand die Urform der menschlichen Gliedmaßen. Diese vierfüßige Bauweise hat sich dann später bei allen folgenden Klassen über Lurche, Kriechtiere und Säugetiere bis zu den Menschen erhalten. Bei der Forschung nach der Herkunft der Binnenmuskeln der Hand erwiesen sich diese von allen Muskeln der Vordergliedmaße als die primitivsten. Stammesgeschichtlich entwickelte sich also die Hand vor dem Arm, der erst später aus dem Körper heraustrat.

In der Weiterentwicklung des Menschen vom Fisch über die Lurche wurde die vierstrahlige Fischflosse zur fünfstrahligen Hand. Während die Muskeln in den Flossen der Fische noch sehr wenig gegliedert sind, finden sich bereits bei den Lurchen hochentwickelte Binnenmuskeln in den Händen. Erst bei der Entwicklung der Säugetiere übernahmen lange Muskeln der Vorderarme durch Verlängerung in den Bereich der Binnenmuskeln der Hände die Bewegung der Finger. Um die Fortbewegung noch ausgiebiger zu ermöglichen, entwickelten sich bei den primitiven Wirbeltieren der Schulter- und der Beckengürtel als Gerüst für die Muskulatur zum Bewegen der Flossen bzw. der Gliedmaßen. Die weitere Entwicklung der Unterarme,

Oberarme und Schultergürtel mit ihrer hochgradigen Aufgliederung der Muskulatur erfolgte erst in späteren Stadien, auf deren Darstellung wir als zu weitführend hier verzichten. Es sei aber an dieser Stelle nochmals betont, daß die fünfstrahligen Hände während der Stammesgeschichte der Wirbeltiere das Primäre waren und erst sekundär Unter- und Oberarme zu ihrer Bedienung entwickelt wurden, so daß die Bewegung der einzelnen Fingerglieder durch Einwachsen der langen Fingerbeuger erst nachträglich erfolgte.

Dafür gibt es zwei untrügliche Beweise: Einmal ist die Druckkonstruktion der Hohlhände erblich bedingt. Nach v. Lanz & Wachsmuth „stellen die oberflächlichen und tiefen Schichten der Hohlhände in ihrer Gesamtheit ein überaus sinnvolles Gefüge dar, das in seiner Zweckmäßigkeit ohne weiteres durch seine Funktion erklärt werden kann. Trotzdem wäre es verfehlt, ontogenetisch kausale Zusammenhänge zwischen der Hand als Greiforgan und ihrem Bauplan anzunehmen. Die Hand ist vielmehr mit ihren kennzeichnenden Vertikalspannungen schon deutlich in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit angelegt, lange bevor sie zum Greifen verwendet wird. Der Bauplan ist also in seinen Grundzügen von früheren Geschlechterfolgen her übernommen, mnemisch, nicht erst im Einzelleben erworben“.

Zum anderen stellt sich uns Chirurgen immer wieder ein unterschiedliches Verhalten im Heilen der Knochenbrüche der Hand und der des Unter- und Oberarmes dar. Die Hand- und Fingerknochen festigen sich wieder über die Bildung von Bindegewebe, das erst dann langsam verknöchert. Radiographisch läßt sich der Nachweis eines Fingerbruches über lange Zeit nachweisen, denn die Bindegewebsfuge verschließt sich knöchern nur langsam, ohne daß hierdurch eine frühzeitige Belastung beeinträchtigt würde. Im Gegensatz dazu steht die Heilung von Brüchen der Elle und Speiche, sowie des Oberarmes, bei denen in Höhe der Bruchstelle unmittelbar aus dem Bluterguß Callus gebildet und die überschüssige Knochenmasse erst dann langsam abgebaut wird.

Damit ist der Beweis erbracht, daß die stammesgeschichtlich älteren Handknochen nach einer Verletzung grundsätzlich anders heilen als die stammesgeschichtlich jüngeren Röhrenknochen des Armes.

Die Vierfüßler

Es steht fest, daß bereits im Altertum der Erde vierbeinige Landwirbeltiere auftraten. Fast 200 Millionen Jahre war ihr Körper auf Vierfüßigkeit eingestellt.

Auch die Affen, die sich seit 80 bis 50 Millionen Jahren mit dem Beginn des Tertiärs aus primitiven Insektenfressern am Ende der Kreidezeit herausbildeten, blieben während ihrer Entwicklung von den Vor- über die Halb- bis zu den Tieraffen diesem für die Quadrupeden typischen Körperbau treu, der sich für ihre Lebensweise bestens bewährt hatte.

Die waagerecht ausgerichtete Bauweise der Vierfüßler

Gregory hat ein vierbeiniges Tier treffend als eine „wandelnde Brükke" bezeichnet. Sein Rückgrat ist ein gewölbter Brückenbogen, wobei die Wirbel an ihrem Vorderteil nach hinten und die hinteren Wirbel nach vorne geneigt sind, so daß der „Schub" gegen den Scheitel des Bogens gerichtet ist. Die vier Gliedmaßen sind die Brückenpfeiler, Rumpf und Leib bilden die an dem ausgewogenen Bogen hängende Last. Die inneren Organe sind unter sorgfältiger Ausnützung des Brust- und Bauchraumes hintereinander gestaffelt untergebracht. Von der vorderen Brücke springt, wie ein auf sie ausgesetzter Bagger, der Hals mit seinem nach unten gerichteten Kopf vor, der das Maul als Greifvorrichtung für die Aufnahme der Nahrung und deren Zerkleinerung trägt und gleichzeitig auch Angriffs- und Verteidigungswaffe ist. Als Gegengewicht dient ein Schwanz, der bei einigen Arten auch als Greiforgan benützt wird.

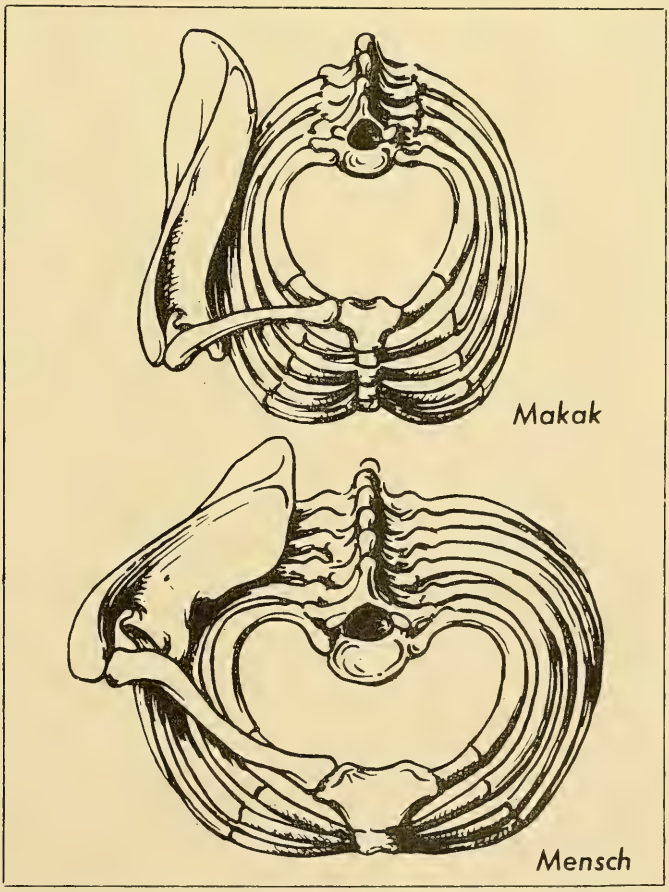


Abb. 2: Vorderansicht des Brustkorbs und Schultergürtels eines Vierfüßleraffen und Menschen (n. Schultz 1957).

Natürlich hat sich die Natur vielerlei Abwandlungen von diesem idealen Bauprinzip erlaubt und mit Anpassungen an jeweils besondere Lebensweisen mit entsprechenden Abwandlungen sehr freigebig experimentiert. Ich erwähne als Beispiel Halbaffen, die sich wie Faultiere unter den Ästen hängend bewegen können, ohne dabei ihre Vierfüßlerbauart aufzugeben.

Im allgemeinen zeichnen sich Vierfüßler dadurch aus, daß ihre hinteren Gliedmaßen länger und muskulöser sind als ihre vorderen (Abb. 2). Der Brustkorb gleicht einer schmalen, kammartigen Schiffsform und auch ihr Bauchraum hat in der Querachse einen schmaleren Durchmesser als in der Längsachse. Bei ihrer Fortbewegung werden die Gliedmaßen im Sagittalgang bewegt.

Die Dryopithecinen

Im Miozän entwickelten sich als oberste Stufe der Tieraffen und als Übergang zu den darauffolgenden Menschenaffen sehr unterschiedliche Formen, die bereits die Größe eines kleinen Schimpansen erreichten und die man unter dem Namen Dryopithecinen zusammenfaßt. Hierzu zählen *Pliopithecus, Dryopithecus (Proconsul) africanus, Aegyptopithecus* u. a. Es werden sicher noch weitere hinzukommen. Es waren flinke Tiere, die wie ihre Vorgänger zum Ausbalancieren ihres Gleichgewichtes mit Schwänzen ausgebildet waren. Sie bewegten sich als ausgesprochene Vierbeiner mit nach vorne gerichteten Zehen auf dem Boden und in den Bäumen. An ihren fünfstrahligen Zehen konnte die Großzehe bereits abgespreizt werden. Die Zehenendglieder trugen Plattnägel. Mit ihren vorderen Gliedmaßen konnten sie die Nahrung ins Maul führen. Diese entwicklungsgeschichtlichen Errungenschaften, dazu noch andere, wie die fast rechteckige Umgrenzung des Orbitaleinganges, sowie das Fehlen der sog. Kinnplatte beim *Proconsul*, weisen bereits auf ferne Zukunft hin. Doch darf man derartige geringe anatomische Besonderheiten am Skelett für die Vorwärtsentwicklung nicht zu hoch einschätzen, wie es manche Forscher getan haben, die die menschliche Entwicklung unmittelbar auf diese Vormenschenaffen, insbesondere ihre Steppenformen, zurückführen wollen. Von diesen Dryopithecinen, die als Boden- und Baumtiere über den ganzen altweltlichen Länderblock Europa-Afrika-Asien verteilt waren, liegen zahlreiche Fossilfunde vor, aber keiner kann als Beweis für die unmittelbare Abstammung des Menschen von diesen Vormenschenaffen genügen. Besitzt doch beispielsweise gerade der *Proconsul* große, dolchförmige Eckzähne, derentwegen ihn manche Wissenschaftler ganz aus der Ahnenreihe des Menschen ausschließen. So konnte auch N a p i e r nachweisen, daß das Handskelett bereits Eigenschaften zeigt, wie sie bei Langarmaffen auftreten.

Vor etwa 15 Millionen Jahren muß innerhalb der zahlreichen Zweige der weitverbreiteten Dryopithecinen im Miozän eine entscheidende Änderung in ihrer Lebensweise und ihrem Körperbau stattgefunden haben, der hinsichtlich der Menschwerdung von grundlegender Bedeutung werden sollte.

Die Menschenaffen als Hangler (Brachiatoren)

Aufgrund immunologischer Untersuchungen können nach Sarich die „zahlreichen Zweige der Dryopithecinen des Miozäns nur einen einzigen überlebenden Stamm hinterlassen haben, einen Stamm, der seine einzigartige Evolution der Adaption zur Brachiation verdankt. Die heutigen Menschenaffen und der Mensch, die aus der adaptiven Radiation nach der Anpassung zur Brachiation hervorgegangen sind, zeigen ähnliche Grundanlagen, in denen sich der erreichte neue Organisationsgrad widerspiegelt. Im einzelnen bestehen jedoch Unterschiede entsprechend der spezifischen Adaptionen, die unter den verschiedenen Richtungen der adaptiven Radiation erworben wurden." In der Weiterentwicklung zum Menschen machte die Entwicklung eben diesen Umweg, indem sie die sich jetzt umformenden Menschenaffen zu reinen Baumbewohnern werden ließ, deren besonderes Kennzeichen in einer neuartigen Fortbewegung durch Hangeln Hand über Hand mit hakenartig gehaltenen Sinnesgreifhänden an langen Armen bestand, wobei die Hände gleichzeitig noch vielen anderen Beschäftigungen dienen mußten. Diese umwälzende Neuerung bei den Menschenaffen, das Hangeln oder die Brachiation, wurde richtunggebend für die weitere Entwicklung und bedeutete für die gesamte Organisation des Körpers und für seine Statik eine völlige Umänderung der Bauweise von der waagerechten zur senkrechten Ausrichtung. Dies war bereits — und das darf hier mit Nachdruck gesagt werden — für die spätere Menschwerdung der eigentliche Auftakt und nicht der viel später erworbene aufrechte Gang, der lediglich aus dem „Hakenhandgang" hervorging.

Mit dem ausschließlichen Aufenthalt in den Baumkronen der tropischen Regenurwälder reifte der sich neu formende Bautyp des Menschenaffen in seinem veränderten Körperbau und seinen auf die neue Lebensweise abgestimmten Verhaltensformen zur letzten Vollendung heran. Es kam zu einer Verschiedenheit zwischen den sich bis dahin spiegelbildlich gleichenden vorderen und hinteren Gliedmaßen der Vierfüßler. Die hinteren Gliedmaßen wurden wie bisher zur Fortbewegung benutzt. Sie behielten ihre Länge und dienten im wesentlichen dem Anklammern und Abstemmen in den Ästen beim Klettern. Während die Gliedmaßen der quadrupeden Affen, wie bei allen Vierbeinern, in ihrem Gesamtaufbau so gebaut sind, daß sie sich nur in sagittaler Richtung bewegen können, kommt es nun im Rahmen des ständig zunehmenden Umbaues ihres Körpers von der Waagerechten in die Senkrechte durch die neue Hakenhand-Hangelfortbewegung mit über dem Kopf gehaltenen Vordergliedmaßen zur Ausbildung langer in drei Richtungen ausschließlich für die Bedienung der „Sinnesgreifhände" bewegbarer Arme. Es entwickelten sich an den sich verbreiternden Schultern zwei nach dem Prinzip eines Greifbaggers arbeitende Organe mit ganz neuen Aufgaben, die einen Teil der bisherigen von dem als Einzelbagger arbeitenden Hals mit Kopf und Maul übernahmen (Abb. 3). Nur durch die Entwicklung von Tasthänden, genauer gesagt von Tastballen der Fingerbeeren mit

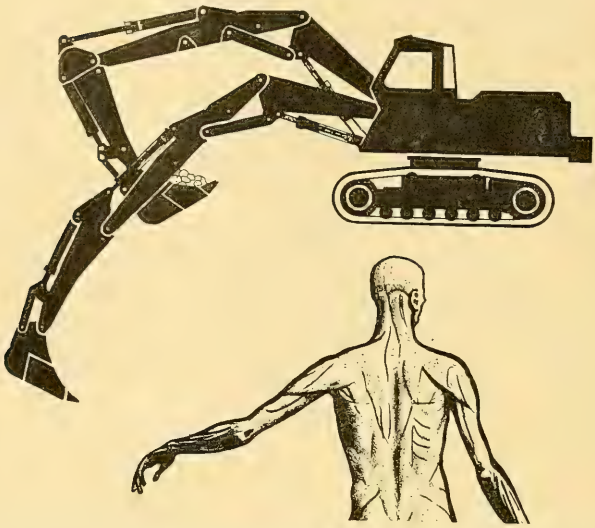


Abb. 3: Vergleich des menschlichen Greifbaggerarmes mit einer modernen Greifbaggermaschine.

ihrer räumlichen Nahorientierung, konnte den Menschenaffen, nachdem sie den Aufenthalt auf dem Boden vollkommen aufgegeben hatten, das Eintasten in das Geäst der Baumkronen der tropischen Urwälder gelingen, und nur so konnten sie ihren neuen Lebensraum in den Griff bekommen. Zehenveränderung, wie Verbreiterung der Zehenspitzen und die Umwandlung von Krallen in Plattnägel besonders der vorderen Gliedmaßen als Zeichen zunehmender sensorischer Funktion, hatten sich schon bei ihren Vorfahren, den baumbewohnenden Dryopithecinen angebahnt, die aber jetzt erst für die Bewältigung neuer Aufgaben zur höchsten Vollendung des Tastgefühls gesteigert wurden.

Hoch über dem Boden, im Gewirr der Äste, wo jeder Fehlgriff durch Sturz in die Tiefe den Tod bedeuten konnte, war die Stereognose der Fingerbeeren und die davon abhängige Fingerfertigkeit von ausschlaggebender Wichtigkeit für ihre neue Lebensweise. Bis sie die nötige Sicherheit in ihrem neuen, bleibenden Lebensraum gewannen, mußten sie sicher im Anfangsstadium ihrer neuen Hangelfortbewegung von Ast zu Ast und von Baum zu Baum viel Lehrgeld zahlen und Abstürze in Kauf nehmen, wenn schon Schultz erwähnt, daß bei den rezenten Schimpansen und Gorillas immer noch zehnmal soviel Knochenbrüche nachweisbar sind als in einer entsprechenden Serie von Menschenskeletten.

Nachdem die Fragen über den Zeitpunkt und den Ort der Entstehung der „Sinnesgreifhand“ beantwortet sind, stellt sich jetzt die dritte Frage: Wie kann man sich die völlige Umgestaltung der den Boden berührenden Füße mit nach vorne gerichteten Zehen in Hände mit hochentwickelten Fingerspitzengefühl und mit Fingerfertigkeit der nun aufkommenden „Brachiatoren“ vorstellen und welche Rolle spielen im besonderen die Tastballen der Fingerbeeren dabei?

Das Hanglertum oder die Brachiation

In der Hangelfortbewegung mit über den Kopf gehaltenen Armen ist bei jedem Stellungswechsel stets das Erfühlen der neuen Greifstelle am Ast mit den Fingerspitzen das Erste. Danach, wenn auch fast gleichzeitig, folgt das Greifen mit der ganzen Hand. Wird die Hand auf einen Ast aufgelegt, so müssen blitzschnell die Signale über die Situation des neuen Haltepunktes räumlich erfaßt werden, nämlich welchen Durchmesser der Ast besitzt, ob die Rinde rauh oder glatt, das Holz hart oder weich, der ganze Ast elastisch tragbar oder brüchig ist u. a. Diese Wahrnehmungen dem entsprechenden Gehirnteil zugeleitet, dort verwertet, verarbeitet, mit anderen Gehirneindrücken verbunden, müssen ebenso schnell zentrifugal zu den Armen und Händen zur Auslösung des jetzt erforderlichen Greifens umgeleitet werden. Mit zunehmender Übung erfolgt das Greifen reflexartig über das Rückenmark unter Aufsicht der höheren Gehirnzentren.

Durch das Gewicht des senkrecht nach unten hängenden Tieres werden die Finger und Teile der Hand mit ihrer Greifseite fest an den Ast angepreßt. Nur die Fingerendglieder, die federnd aufliegen, behalten eine genügend freie Beweglichkeit für das dauernde Abfühlen der Unterlage. Während auf diese Weise an den festliegenden Finger- und Handpartien das Fühlvermögen eher unterdrückt wird, vereinigen sich an den federnd aufgelegten Fingerbeeren der Endphalangen die Tastzellenreize zu einer ausgesprochen räumlichen Empfindung. Um sie beim raschen Stellungswechsel vor zu hartem Anschlagen zu schützen und doch gleichzeitig für beste Aufnahmebereitschaft der Tastregion zu sorgen, bilden sich zusätzlich in den Fingerbeeren die eingangs beschriebenen nicht zusammendrückbaren Druckkammersysteme. Durch diese besonderen Gewebsverhältnisse sind für die Stereognose der Fingerendglieder die Voraussetzungen geschaffen, um den Zugriff mit den hakenförmig eingebeugten Händen der jeweiligen Lage bestens anzupassen.

Auch die Hohlhände sind gegen den Druck, dem sie bei der Hangelfortbewegung ausgesetzt sind, gut gesichert, so daß die langen Fingerbeuger in ihrer Gleitfunktion nicht geschädigt werden. Dies wird durch das Anschmiegen der Sehnenscheiden an die Greiffläche der leicht flach muldenförmig gestalteten Fingerglieder erreicht. Die Sehnenscheiden haben außerdem noch die Form und Beschaffenheit harter Köcher, die zusätzlich in den Gelenkbereichen durch sich überkreuzende Bänder verstärkt werden. In der Tiefe der Hohlhände laufen die langen Fingerbeuger, eingehüllt in sehr veränderliche Scheiden, in einer tiefen Rinne, deren Ränder beiderseits durch Logen gebildet werden, die die Daumen, bzw. die Kleinfingerballenmuskulatur beherbergen. Die kräftige Palmaraponeurose, welche die Rinne überdacht, kann durch den Musculus palmaris longus und den in den Kleinfingerballen ausstrahlenden M. palmaris brevis längs und quer gespannt werden. Von der Palmaraponeurose ziehen ihrerseits wieder straffe Sehnenfasern senkrecht in die Tiefe und heften sich an das Mittelhandskelett. Dadurch wird

der Raum in drei Kammern unterteilt, der Muskeln, Sehnen, Gefäße und Nerven enthält. Wenn diese Gebilde innerhalb der einzelnen Kammern auch gegeneinander verschiebbar sind, so werden sie doch durch die Kammerwände im Bereich der einzelnen Fächer festgehalten, so daß in der Gesamtheit der Inhalt jeder einzelnen Kammer unveränderlich bleibt. Jeder Druck auf die Kammern wird entsprechend hydrodynamischen Gesetzen gleichmäßig auf die Gesamtheit des Kammerinhaltes übertragen.

Ähnliche Verhältnisse, wenn auch in stark verkleinertem Maße, wiederholen sich nochmals in zwei Etagen zwischen Haut und Palmaraponeurose. Hier wird der Raum in zwei Schichten durch zahlreiche senkrecht verlaufende Fasern, wie bei einer Matratze abgesteppt. Die dadurch entstehenden kleinen Kammerräume sind hier ebenfalls mit Baufett in Form von Fetttäubchen prall ausgefüllt und werden so zu kleinen Druckkammern. Dadurch verteilt sich jeder örtliche Druck gleichmäßig auf die Gesamtoberfläche der einzelnen Kammern und schwächt ihn so nach hydrodynamischen Gesetzen soweit ab, daß die darunterliegenden Weichteile der Hohlhände vor örtlichen Druckschäden geschützt werden.

Die Haut der Hohlhände kann nicht in Falten abgehoben werden. Druckkammerbildungen im Hautbereich und in den tiefer liegenden Schichten der Mittelhand erwirken als Ganzes ein unverschiebbares Druckpolster und so den festen Griff der Hände.

Gleichzeitig mit der Ausbildung zu Sinneshänden für das Hangeln der Menschenaffen prägten sich die nach vorne gerichteten Füße der vorderen Gliedmaßen von Vierfüßeraffen in Greifhände um, die dem äußeren Anschein nach als Kletterhaken dienen. Sie stellen aber echte Greiforgane von so vielseitiger Leistungsfähigkeit dar, wie sie in der übrigen Tierwelt nicht ihresgleichen finden. Allerdings wird bei den Menschenaffen während ihres Millionen Jahre dauernden Baumdaseins in den tropischen Urwäldern die volle Ausreifung der menschlichen Greifhand mit opponierbarem Daumen noch nicht erreicht, da sonst das Hangeln und Rutschen an den Ästen durch vorspringende Hindernisse bei einem Umfassen eine Gefährdung der Daumen bedeutet hätte. Durch Anpressen der verkürzten Daumen an die langen Finger konnte dagegen der Übergriff während des Hangelns noch verstärkt werden. Außerdem genügten zunächst auch kleinere Daumen, die sich abspreizen ließen, vollends für ein normales Hantieren. Die Entwicklung der „Sinnesgreifhände“ bei den Menschenaffen war also aus Sicherheitsgründen gegen den ständig drohenden Absturz aus den Baumkronen das Vordringliche ihrer Wandlung und bot zugleich eine bessere Überlebensaussicht. Ihre Leistungen bestimmten richtungsweisend auch für die weitere Zukunft die notwendigen Körperumbauten.

Ohne Sinnesgreifhände wäre eine menschliche Entwicklung nicht möglich gewesen. In diesen Zeitabschnitt dürfte auch bereits der Beginn der Menschwerdung (Hominisation) anzusetzen sein.

Höchst bedeutungsvoll erwies sich, daß bei der Umwandlung der Vierfüßleraffen in Menschenaffen nicht wie bei den meisten anderen Tierarten die vorderen Gliedmaßen sich einseitig spezialisierten, sondern von Anfang

an ihren ursprünglichen aus der Frühzeit der Landwirbeltiere stammenden Bauplan eines fünfstrahligen Handskelettes beibehielten. Eine von vornherein einseitig festgelegte Handform hätte sonst später alle Möglichkeiten einer vielseitigen technischen Verwendung der Hand blockiert und die Vervollkommnung zur menschlichen Hand nie zustandekommen lassen.

Diese Formveränderung der vorderen Gliedmaßen für die Brachiation bedingte einen Gesamtumbau des Körpers, bei dem kein Knochen, kein Muskel und kaum ein Organ ausgenommen wurde. Bei den Brachiatoren brauchten von jetzt an die vorderen Gliedmaßen nicht mehr wie bei den Vierbeinern das Körpergewicht mitzutragen. Der beim Hangeln tiefliegende Schwerpunkt des Körpers zog den ganzen Organismus in die Längsrichtung und führte zu einer in die Senkrechte sich einstellende Bauweise. Zunächst wurde während des Baumlebens nur die obere Körperhälfte betroffen, indessen die Beine als Stemm- und Kletterorgane sich temporär spezialisierten. Die Umwandlung des Beckens und deren unteren Gliedmaßen an die senkrecht ausgerichtete Bauweise vollendete sich erst nach Erlangen der Zweifüßigkeit.

In der Anpassung der Menschenaffen an die neue Hangelfortbewegung Hand über Hand mußten sich zur Bedienung der Hände lange kräftige Arme entwickeln, die sich im Schultergelenk in einer in der Tierwelt bisher nicht vertretenen Form in drei Freiheitsgraden bewegen konnten. Es kam zu einer starken Verbreiterung des ganzen Rumpfes. Das Brustbein wurde breit und die Deltamuskeln als Armheber sehr groß. Statt der ehemaligen seitlichen Lage der Schulterblätter wie bei den Dryopithecinen auf ihrem schmalen kielförmigen Brustkorb in Höhe des Brustbeins, verlagerten sie sich bei den Brachiatoren auf die Rückseite des breiten Brustkorbes (Abb. 2). Dadurch kamen die ehedem wegen des Sagittalganges nach vorne gerichteten Schultergelenke jetzt bei den Menschenaffen für eine freie Rundumbeweglichkeit an die Schmalseite des Brustkorbes genau seitlich in Höhe der Wirbelsäule zu liegen, die sich selbst tief in ihn einsenkte. Dies bedeutete seinerseins wieder eine nierenförmige Umgestaltung des Brustkorbinnenraumes mit seiner Folgeerscheinung für die inneren Organe. Weiter spreizte das sich verlängernde Schlüsselbein das Schulterblatt vom Brustkorb ab und bot dadurch der Oberarmbewegung einen noch größeren Spielraum. Das an seinem seitlichen Ende mit dem Schlüsselbeingelenk verbundene Schulterblatt wurde schwebend in ein gewaltiges Paket breiter Muskelzüge eingebaut, die ihre Ansatzstellen vom Schädel über die Wirbelsäule, den Brustkorb und Arm bis zum Beckenkamm fanden und das Erheben des Armes bis zur Senkrechten ermöglichten. Diese Anordnung stellt gleichsam eine Art von Muskelgelenk dar. Die gelenkige Verbindung des Schlüsselbeines mit dem Brustkorb läßt den ganzen Schultergürtel kegelförmig um diesen Punkt kreiseln, was die Leistungen des Armes nochmals unterstützt. Für die Armbewegungen verlängerten sich noch die über zwei Gelenke reichenden Beuger der oberen Gliedmaßen im Vergleich zu den Streckern. Sehr ausgiebig gestaltete sich Beugung und Streckung im Ellbogengelenk durch die Ausbildung einer tiefen Grube am Ellbogengelenk, wodurch eine

vollständige Streckung des Armes ermöglicht wurde. Die Erhaltung der Speichendrehung am unteren Ende des Oberarmknochens gestattete eine Aus- und Einwärtsdrehung der Hand mit einem Spielraum von 180°. Außerdem steht die Elle nicht in Verbindung mit den Handwurzelknochen und erlaubt so eine freie Seitenbewegung der Hände.

Alle diese für den Gebrauch der Sinnesgreifhände notwendigen anatomischen Veränderungen des Hanglerkörpers konnten Höchstleistungen der Hände nur erreichen lassen, weil sich gleichzeitig eine Achsdrehung des Oberarmschaftes nach vorne vollzog. Ohne diese zwangsläufige Gegendrehung wären die Arme infolge des Ellbogenscharniergelenkes beim Einbiegen vom Körper abgewandt worden. Erst durch das Drehmanöver der Oberarme kamen beide Hände vor dem Körper zur Zusammenarbeit und zugleich unter die Aufsicht der Augen. Nur unter diesen Voraussetzungen konnte sich das Manipulationsvermögen der Hände für das weitere evolutionäre Geschehen zu schöpferischen Leistungen steigern.

Der universale Greifmechanismus, wie er sich nur bei den höchsten Lebewesen ausbildete, bestätigt beim Greifen nicht nur eine bestimmte Gruppe von Unterarmmuskeln, sondern löst eine sehr komplexe Mitarbeit des ganzen Armes, eine Art von Kettenreaktion, fördernder, festigender, zusammenarbeitender und hemmender Muskelgruppen aus, die von den Fingern bis zur Schulter, ja darüberhinaus bis zur oberen Wirbelsäule reicht. Durch die feststellbare und in weiten Grenzen verschiebbare Plattform der Schultergürtel konnte der Aktionsradius der langen Arme bedeutend vergrößert und besser ausgenutzt werden, so daß die Fingerspitzen jeden Punkt des Körpers erreichen und die Arme in ihrem Verkehrsraum eine glockenförmige Region um den Körper beherrschen, die in einem weiteren Entwicklungsschritt durch eine in der Hand gehaltene Waffe noch entsprechend ausgedehnt werden konnte.

Treffend hat Braus die Einheit von Finger, Hand, Unter- und Oberarm, sowie Schultergelenk und Rumpf für den Greifmechanismus mit einem ausfahrbaren Greifbaggerkran verglichen, der aus einem drehbaren Sockel, einem mehrgliedrigen Ausleger und einem Greifer besteht (Abb. 3). Darüberhinaus besitzt der Arm aber noch zwei Eigenschaften, die bei der reinen Technik nie erreicht werden können. Mit seinen feingliedrigen auf Präzisionsarbeit eingestellten muskelfreien Fingern kann sich die Hand der Form und dem Umfang eines ergriffenen Gegenstandes genau anpassen und außerdem sich durch das Fingerspitzen- zusammen mit dem Tiefengefühl der Muskeln und Gelenke des Armes nicht nur über dessen Größe, sondern auch Beschaffenheit unterrichten.

Auch der Bauchraum wurde bei den Hanglern entsprechend der Veränderung des Rumpfes breit und flach, und es kam zu einer Gewichtsverlagerung der Eingeweide. Die Lendenwirbelsäule blieb kurz. Der Schwanz, der seine Aufgabe als Gewichtsausgleich bei den Vierfüßleraffen verloren hatte, bildete sich zurück.

Das räumliche Sehen

Neben der Entwicklung der Sinnesgreifhände als dem wichtigsten Akt der Brachiation mußten sich auch die anderen Sinnesorgane dem Dauerleben in den Baumkronen anpassen. Ein gutes Sehvermögen war lebenswichtig, weil die Menschenaffen in der Lage sein mußten, in dem Geäst der Bäume schnelle und richtige Vorwärtsbewegungen auszuführen. Während die meisten bodenbewohnenden Säugetiere der freien Landschaft rundum schauende, seitlich sitzende Augen besitzen, um ein möglichst großes Gesichtsfeld zu erhalten, wanderten, wie bereits bei den früheren Baumaffen, bei den Menschenaffen noch verbessert, die Augen nach der Vorderseite des Kopfes, wodurch sich die Gesichtsfelder überschnitten und so ein räumliches Sehen ermöglichten. Dadurch konnten die Brachiatoren weite Entfernungen sehr genau abschätzen. Diese ergänzte auch vortrefflich die räumliche Nahorientierung der Tasthände. Hinzu kam noch das farbige Sehen, welches sich vielleicht beim Aufsuchen und bei der Auswahl bunter Früchte entwickelte.

Anpassung der Menschenaffen an das Baumleben

Da der Gesichtssinn wichtiger war als die übrigen Sinnesorgane, bildete sich der Geruchssinn stark zurück. Die in den Baumkronen lebenden Menschenaffen hatten hier keine Feinde zu fürchten, und Nahrung gab es im Überfluß. Damit war das Riechvermögen nicht so notwendig. So wurden die Schnauzen kleiner und das Gesicht flacher, was wiederum mehr Platz für die Augen schuf. Auch das Gehör war nicht übermäßig entwickelt und die Beweglichkeit der Ohrmuscheln bildete sich zurück. Hier, im Geäst der Baumkronen der tropischen Urwälder verbrachten die Menschenaffen etliche Millionen Jahre ihres Daseins. Ihr Gehirn war wie bei ihren äffischen Vorfahren größer und leistungsfähiger als das der jeweils gleichzeitig lebenden Tierarten.

Halbaffen, Affen und Menschenaffen haben alle denselben Grundplan des Gehirns. In seiner Fortentwicklung kommen nicht neue Hirnabschnitte hinzu, sondern es kommt zur Entfaltung und Verbesserung der Hirnrinde. Während das Riechhirn sich stark zurückbildet, verstärkt sich das Sehzentrum und die hintere Zentralwindung für die Körperfühlssphäre, insbesondere für das Fingerspitzengefühl und gleichzeitig die vordere Zentralwindung für Motorik. Dazu kommt die Entfaltung der gesamten Großhirnrinde als Voraussetzung für einen hohen Grad von Zusammenarbeit von Sehen, Fühlen, Bewegen und Gleichgewichthalten u. a.

Als Hauptnahrung dienten Früchte oder andere kohlehydratreiche Pflanzenteile, doch verschmähten sie als Allesfresser keineswegs Eiweißstoffe und Fette, die ihnen in der Kleintierwelt des Baumbereiches genügend zu Gebote standen.

In dieser Umwelt prägten sich ihre Instinkte, und hier erwarben sie ihre Verhaltensformen sowohl für das Einzelwesen als auch für die Familien- und Gruppenverbände. Alles, was zum alltäglichen Leben gehörte, Nahrungsbeschaffung, Schlaflagerbau, Zeugung, Geburt und Sterben vollzog sich in schwindelnder Höhe der Urwaldbäume. Selbst für ihren Wasserbedarf stiegen sie nicht von den Bäumen herab. Ihre Sicherheit und ihr Lebensvermögen verdankten sie als hochspezialisierte Brachiatoren vornehmlich ihren räumlich empfindenden Sinnesgreifhänden, die ihr Fingerspitzengefühl und ihr Manipulationsvermögen ständig übten und verbesserten, so daß sie förmlich eins wurden mit den Baumkronen und ihnen die Äste gleichsam in die Hände wuchsen.

Eine vortreffliche, lebenswahre Vorstellung von diesen dem reinen Baumleben angepaßten Menschenaffen vermittelt uns ein Großdiorama von Professor Dr. Paul-Eduard Tratz in dem „Haus der Natur" in Salzburg. Hoch in der Baumkrone hat sich eine Orang Utan-Familie sorglos breitgemacht, gleichsam, als ob sie auf sicherem Erdboden säße. Die Eltern bewegen sich am Rande des Schlaflagers, während der Nachwuchs sich in den Ästen tummelt und selbst Kleinstkinder sich im Hangeln üben. Durch das Astgewirr hindurch sieht man in gefährlicher Tiefe unmittelbar unter ihrem Rastplatz ein reißendes, schäumendes Wildwasser dahinströmen, welches die beschauliche Ruhe der Affen in keiner Weise stört.

Die Aufspaltung der Menschenaffen

In welche Zeit die gemeinsame Ausgangsgruppe für Menschenaffen und Menschen anzusetzen ist, läßt sich heute noch nicht sicher entscheiden, wird aber wohl mit 15 Millionen Jahren zu berechnen sein. Die Menschenaffen dürften als Einheit für die Anpassung an den neuen Lebensraum einen verhältnismäßig kurzen Zeitabschnitt durchlaufen haben, während sie für ihre weitere Aufspaltung bis zum rezenten Menschenaffen und Menschen dazu wesentlich längere Zeiten beanspruchten, da sich jede Linie unabhängig von der anderen entwickelte.

Die Größen und Gewichte der einzelnen Brachiatorenarten unterscheiden sich sehr und besonders ihre Arme werden den jeweiligen Lebensbedingungen angepaßt (Abb. 4). Zuerst spalteten sich im Laufe der Menschenaffenentwicklung die Vorläufer der heutigen Gibbons und dann die des Orang Utans ab, die sich zu ausgesprochenen „Hangelschwingern" ausbildeten. So erwarben die heutigen Gibbons und Orang Utans, wobei erstere auf einer geistig wesentlich niederen Stufe als die nachfolgenden Summoprimaten stehen, auffallend lange Arme und Hände mit verkümmertem Daumen, um durch Verbesserung des Hangel-Pendel-Schwingens wie Akrobaten große Entfernungen von Baum zu Baum überwinden zu können.

Bei den heutigen knapp einen Meter hohen Gibbons reichen die Arme im Stehen bis zum Boden. Sie haben eine Spannweite von fast zwei Metern. Der Orang Utan ist ein großes und schweres Tier, seine Arme reichen bis zu

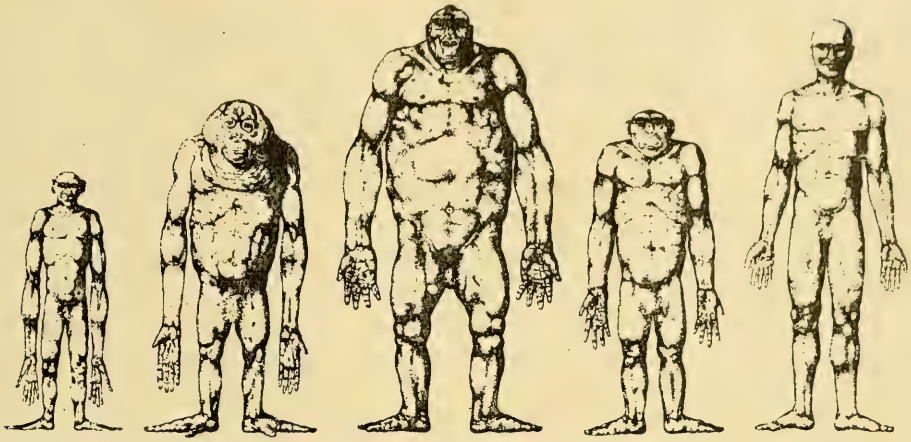


Abb. 4: Körperproportionen von Menschenaffen und Mensch (n. S c h u l t z 1933).

den Füßen und haben eine Spannweite von dreieinhalb Metern. Als letzte in der Weiterentwicklung stehen an der Spitze der Menschenaffen die miteinander eng verwandten Summoprimaten Gorilla, Schimpanse und Mensch. Der Gorilla ist der größte, heute lebende Menschenaffe. Seine Arme aber reichen nur bis zur Mitte des Unterschenkels. Er besitzt einen plumpen Körper und eine gewaltige Muskulatur. Die Schimpansen dagegen sind leicht gebaut, sehr beweglich, zeigen eine große Intelligenz und gewisse technische Begabung. Ihre Arme reichen bis unter das Knie. Beim Menschen dagegen reichen die Arme nur bis zum mittleren Drittel des Oberschenkels. Dabei muß man aber berücksichtigen, daß sich die Beine durch die spätere Entwicklung des aufrechten Ganges nachträglich streckten und dadurch ein anderes Verhältnis zu den Armen zustandekam.

Schimpanse und Mensch

Schimpanse und Mensch zeigen in Bau und Funktion ihres Körpers weitestgehende Übereinstimmung. Sie haben die gleiche Zahl an Knochen, Muskeln, Bändern und Gelenken, nur sind sie in Form und Größe unterschieden. Feingeweblich stimmen die Zellen sämtlicher Gewebe und Organe miteinander überein. Spermatozoen, Menstruation, unterschiedliches Wachstum von Wirbelkanal und Rückenmark, Pneumatisation des Schädels mit Ausbildung der Nasennebenhöhlen, um nur einige Übereinstimmungen zu nennen, bestätigen diese Tatsachen. Untersuchungen über die Eigenschaften des Blutes haben diese Übereinstimmung noch verstärkt. Nur besitzen die Schimpansen ein Chromosomenpaar mehr.

Schon wegen dieser anatomischen und physiologischen Verwandtschaft müssen Mensch und Schimpanse aus den gleichen Ahnen hervorgegangen sein. Dagegen besteht zwischen den Schimpansen und Gorillas ein größerer Unterschied.

So äußerte sich Weinert: ...„Es gibt heute noch eine Tierart, die mit keinem anderen Tier, wohl aber mit uns Menschen durch den gemeinsamen Besitz vieler Erbmerkmale verbunden ist, das ist der Schimpanse Afrikas“ ... „Es gab einmal einen Menschenaffenstamm, von dessen Nachkommen heute noch Schimpanse und Mensch leben, während alle anderen heutigen Anthropoiden schon vor dieser letzten Teilung sich abgesondert und dadurch die Schimpanse-Mensch-Merkmale nicht mehr erworben haben“. Wie können wir uns den gemeinsamen Ahnen von Menschen und Schimpansen vorstellen? An Hand der von Sarich erarbeiteten immunologischen Daten und der Kenntnis der lebenden Arten ist jetzt eine Rekonstruktion möglich. „Fragen wir uns nach der bestmöglichen Beschreibung der unmittelbaren Vorfahren von Gorilla, Schimpanse und uns selbst, so lautet die folgerichtige Antwort, daß dieses Lebewesen den am wenigsten spezialisierten der drei geglichen haben muß. Dann beginnt die Rekonstruktion und das Verständnis für unsere jüngste Entwicklung mit einem Lebewesen, das sich nicht wesentlich von einem kleinen Schimpansen (*Pan paniscus*) unterscheidet.“ Kehren wir jetzt wieder zu unserer Betrachtung über den zeitlichen Ablauf der Brachiation der Menschenaffen zurück, so dürften alle Hangler nach Körperbau und Lebensweise bis vor 16 bis 8 Millionen Jahren auf reine Hakenhand-Hangelfortbewegung eingestellt gewesen sein.

Während die Gruppe der Gibbons und Orang Utans das Hangeln bis heute fortsetzte und ihre Lebensweise auf den Bäumen beibehielt, kehrten die Summoprimaten wieder zum Bodenleben zurück. Was sie zu dieser Änderung bewegte, läßt sich nur vermuten. Waren sie zu groß und zu schwer geworden, um in den Ästen noch genügend Sicherheit zu finden? Waren durch Klimaverschiebung die Urwälder zurückgegangen und damit ihre Lebensbedingungen verändert? Oder war in den einzelnen Populationen Übervölkerung eingetreten? Wir wissen es noch nicht.

Der Hakenhandgang der Summoprimaten

Von entscheidender Wichtigkeit war bei der Rückkehr der Summoprimaten zum Bodenleben, daß sie die ehemalige Fortbewegung der Vierbeiner im Sagittalgang mit nach vorne gerichteten Zehen nicht wieder aufnehmen konnten, da sie durch ihre inzwischen verlängerten Vordergliedmaßen zu einer ganz anderen Gangart gezwungen wurden. Allgemein wird diese Fortbewegungsart als „Knöchelgang“ bezeichnet. Dieser Ausdruck ist aber ungenau. Gorilla und Schimpanse laufen nicht auf den Mittelfingergelenken, sondern bei gestrecktem Handgelenk und leicht dorsal abgewinkeltem, sonst aber ebenfalls gestrecktem Grundgelenk der dreigliederigen Finger auf der Dorsalseite der rechtwinkelig eingebeugten Mittelphalange mit Einwinkelung des Endgliedes. Die Bezeichnung „Hakenhandgang“ dürfte dieser Gangart weit besser gerecht werden, zumal ja die Hakenhandstellung beim Bewegen auf dem Boden eigentlich eine umgekehrte Kopie der Hakenhangelhand der Brachiatoren darstellt. Bei dieser Fortbewegung werden

die Tastballen der Finger mit ihren wichtigen Tastzellen und Druckkammersystemen weitgehend gegen jeden Druck geschont. Ferner können durch elastische Schaukelbewegungen der Fingergrundgelenke harte Stöße gegen das Handgelenk federnd aufgefangen und wie durch einen Stoßdämpfer ausgeglichen werden. Die Daumen liegen dem Zeigefinger an.

Gegenüber den verkürzten Daumen der übrigen Summoprimaten hatten die Hominiden einen verhältnismäßig langen Daumen, der über die Fingergrundgelenke reichte. Schon dadurch dürfte bei dem Hakenhandgang ein nicht zu unterschätzender Vorteil entstanden sein, indem beim Aufstemmen der langen Arme auf dem Boden mit der Daumenkuppe eine zusätzliche räumliche Nahorientierung über die Bodenverhältnisse vorgenommen und durch eine Kreisbewegung des Daumens noch gesteigert werden konnte. Gleichzeitig wurde durch diesen zusätzlichen Verkehrsraum des Daumens mit seiner hochsensiblen Kuppe die Standfestigkeit der Hand beim Anstemmen auf dem Boden in der Art eines Dreifußes noch verstärkt, was andererseits wiederum dem freien Arm bei Abwehrbewegungen mit einem Knüppel außerordentlich zugute kam, um von einer sicheren Stütze aus zielsicher Schläge auszuführen.

Die bogenförmige Fläche der am Boden aufgestemmten hakenförmig gekrümmten Hand mit den vorspringenden dritten und vierten Fingern, wie es heute noch bei Schimpansen zu beobachten ist, bedeuten keinen Nachteil für die Fortbewegung. Im Gegenteil, die Hand konnte am Boden leicht abrollen. Durch geringes Vor- und Zurückstellen der beiden längeren Finger in ihren Grundgelenken konnte die Unterstützungsfläche ausgeglichen und jedem unebenen Bodengrund bestens angepaßt werden. Mit diesem Vorteilen bot sich den Tieren auch eine größere Sicherheit bei ihrer Fortbewegung.

Hier sei auch die Frage aufgeworfen, ob bei den menschlichen Vorläufern in diesem Entwicklungsstadium bereits die Ursache für die Betonung einer der Vordergliedmaßen im Sinne einer Rechts-Linkshändigkeit lag, die später in einer besonderen Ausbildung des Großhirns ihren Niederschlag fand.

Während des Hakenhandganges wurden Rumpf, Hals und Kopf schräg nach vorne oben gerichtet und damit bereits nahezu ein Drittel des Weges bis zur aufrechten Körperhaltung erreicht (Abb. 5). Bei ruhiger Bewegung

Abb. 5: Schimpanse: a im Hakenhandgang, b bei schnellerem Laufen stärker aufgerichtet, c kann sich kurze Strecken fast aufrecht bewegen (n. Kortland).

ruht das Körpergewicht während des Hakenhandganges im wesentlichen auf den mittleren Fingergliedern. Die Fußsohlen werden dabei flach aufgesetzt. Bei schnellerem Laufen richten sich die Tiere, wie man bei Schimpansen beobachten kann, stärker auf. Dabei greifen die Arme gleichzeitig vorwärts, während die Beine abwechselnd nach vorne gesetzt werden. Mit ihrer Aufrichtung beim schnellen Laufen erreichen sie fast schon die Hälfte des aufrechten Ganges. Unsere rezenten Schimpansen können kurze Strecken bereits aufrecht, wenn auch schwankend, zurücklegen, wobei sich die Wirbelsäule leicht kyphotisch krümmt. Hüft- und Kniegelenke sind beim Stand mäßig gebeugt, so daß die Tiere niedriger erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind (Kortland).

Die Vormenschen

Im Gegensatz zu den Ahnen von Gorilla und Schimpanse, die nach Rückkehr zum Bodenleben ihren Aufenthalt in den tropischen Urwäldern Afrikas beibehielten, stellten sich die Vormenschen nach endgültiger Aufgabe des Baumlebens in ihrer Lebensweise völlig um. Dabei bildete dann ihre Fortbewegung im Hakenhandgang einen gelungenen Übergang vom Hangeln zum späteren Gehen auf zwei Beinen.

Auch die Vormenschen konnten nicht mehr zu einem Vierfüßlergang mit nach vorne gerichteten Zehen mit einem waagerecht ausgerichteten Körper zurückkehren, sondern sie mußten sich von jetzt an im Hakenhandgang fortbewegen, da ihre vom Baumleben her langen und kräftigen Hangel- bzw. Greifbaggerarme die obere Körperhälfte, welche während der Brachiationsphase bereits in die senkrecht ausgerichtete Bauweise umgeprägt worden war, auffangen und schräg nach vorne oben hochstemmen mußten. Die anatomischen Anpassungen, die sie während ihres Baumkronendaseins erworben hatten, wurden jetzt von entscheidender Bedeutung für die neuen Bedingungen ihres künftigen Bodenlebens.

Zusätzlich zu der Umstellung ihrer Lebensweise auf dem Boden kam es im Laufe des Pliozäns zu einer Klimaänderung, die in ihrem Lebensraum auf der Hochfläche Ost- und Südafrikas eine offene, trockene Savannen-Steppenlandschaft mit parkartigen Baumbeständen schuf. Geographisch war dieser Raum von den in Zentralafrika verbliebenen Tropenurwäldern durch den ostafrikanischen Graben und den Nil getrennt. Diese Umgestaltung des Landschaftsbildes vollzog sich aber nicht plötzlich, sondern verlief in einer Millionen Jahre dauernden Übergangszeit. Für die Vormenschen brachte der Umzug von den Baumkronen auf den Waldboden über die Waldränder bis zum Aufenthalt in der offenen Savannensteppe eine Reihe ökologischer Übergänge, bis sie sich in ihrer Weiterentwicklung den veränderten Verhältnissen angepaßt hatten.

In dem veränderten Milieu der offenen und weiten Landschaft wirkte sich der Umweltdruck besonders nachhaltig auf entwicklungsmäßig noch junge, unspezialisierte und wachstumsträchtige Organe aus. Die Frühhominiden

mußten sich jetzt im Kampf ums Dasein unter wesentlich ungünstigeren Bedingungen der neuen Lage anpassen. In dem gänzlich anderen Lebensraum begegneten sie einer bereits erfolgreich angepaßten Tierwelt, insbesondere Großraubtieren. Kaum größer als ein kleiner Schimpanse waren sie für das Leben auf dem Erdboden schlecht ausgerüstet. An Muskelkraft gegenüber den großen Raubtieren hoffnungslos unterlegen, waren sie mit ihren kurzen Beinen für ausdauernden Lauf, schnelles Rennen und weite Sprünge ungeeignet. Wegen nur noch geringen Riechvermögens, dessen größten Teil sie während ihres gesicherten Baumlebens eingebüßt hatten, und wegen eines nur mäßig guten Gehörs und unbeweglicher Ohrmuscheln konnten sie mit den Tieren ihrer Umwelt nicht konkurrieren. Statt des räumlichen Sehens, das ihnen bei ihrer Hangelfortbewegung als lebenserhaltend zugute kam, wäre für sie zur Sicherung in der offenen Landschaft ein seitlicher Augenstand mit Rundumsehen weitaus zweckmäßiger gewesen. Wenn sie auch im Anfang ihrer Hakenhandfortbewegung ihre Eckzähne noch notwendig gebrauchen konnten, verkleinerten sich diese im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung.

Das war bereits während ihres Baumlebens durch Verkleinerung der Schnauze vorbereitet, weil die kleine Schnauze für das räumliche Sehen ein besseres Blickfeld bedeutete.

Nahezu bar jeder körperlichen Waffe hätten die Vormenschen in einer solchen Situation ohne den Besitz von Sinnesgreifhänden keine Überlebensaussicht gehabt. Letztere wurde zusätzlich durch die sich anbahnende Offenheit, Trockenheit und Baumarmut der Landschaft noch verschlechtert, so daß sie sich nach anderen Futterquellen umsehen mußten. Durch die Verminderung ihrer vornehmlich pflanzlichen Nahrung, auf die sie während ihrer Hangelzeit eingestellt waren, wurden sie jetzt gezwungen, auf Tiere Jagd zu machen und zu einem fast reinen Fleischverzehr überzugehen. Dies erzwang andererseits wieder, sich so bald wie möglich aus dem Hakenhandgang für ständig aufzurichten, da nur der aufrechte Gang ihrer Jagdweise größere Vorteile erbrachte.

Wieder einmal wurden die Hände mit ihrem räumlichen Fingerspitzengefühl und ihrem Greifvermögen, das sie von ihrem ehemaligen Baumleben her mitbrachten, richtungsweisend für die Zukunft und Schrittmacher der Menschwerdung. Mit ihren Sinnesgreifhänden an langen in drei Freiheitsgraden beweglichen Hangelarmen konnten die Vormenschen vom Anfang ihres Bodenlebens an mit aufgelesenen künstlichen Waffen geschickt umgehen, sich erfolgreich verteidigen und Beute erwerben, nachdem bereits ihre Vorläufer als Hangler die Hände im Umgang mit Ästen geformt und geschult hatten.

Ohne die Leistungen ihrer Sinnesgreifhände mit ihrer Doppelfunktion hätten die Vormenschen den Kampf ums Dasein in einer lebensgefährlichen Umwelt nicht bestehen können und ihnen darf man den Vorrang für die weitere Menschwerdung zusprechen. Hier schlug die Schicksalsstunde der Menschwerdung, denn die erste erfolgreiche Selbstverteidigung eines Vormenschen mit einer künstlichen Waffe bedeutete die „Sternstunde" des wer-

denden Menschen. Rust hat einmal gesagt: ... „Nur unter dem Schirm der Waffen hat die Menschheit ihre Entwicklung genommen". Ähnlich äußerte sich auch Honoré: ... „Es begann mit der Technik, die Menschwerdung nämlich, denn beides ist untrennbar miteinander verbunden".

Daß in der Tat die Aufgaben und Leistungen der Sinnesgreifhände sich für die Vormenschen im Kampf ums Dasein bewährten, dafür liegen zwei unumstößliche Beweise vor. Einmal die Verkleinerung ihrer Eckzähne während des Pliozäns und zweitens das Vorhandensein wohlentwickelter, bereits auf menschlicher Entwicklungshöhe stehender Fingerbeeren mit taktiler Gnosis.

Wie hätte eine Verkleinerung der großen wehrhaften Eckzähne, als der einzigen natürlichen Waffe der Vormenschen gegenüber einer überlegenen Raubtierwelt stattfinden können, wenn an ihrer Stelle nicht ein viel besserer Ausgleich in Gestalt leistungsfähiger Sinnesgreifhände und zu ihrer Bedienung lange, dreidimensional bewegliche Baggerarme getreten wäre. Diese Arme und Hände übernahmen nicht nur die Aufgabe der Eckzähne weitgehend, sondern befreiten darüberhinaus auch die Arme von der Fortbewegung auf dem Boden und vom Tragen des Körpers.

Mit der Verkleinerung der Eckzähne kam es als einem der wichtigen, die Menschwerdung begleitenden Merkmale zur Wölbung des harten Gaumens und zugleich mit Verlust der Zahnlücke (Diastema), an Stelle des U-förmigen Zahnbogens der Menschenaffen zu einem V-förmig nach hinten verbreiterten mit bogenförmig abgerundeter Vorderzahnreihe. An diese Umformung des Zahnbogens erinnert noch das Auftreten einer Lücke zwischen Eckzahn und erstem Prämolaren bei unseren Kindern, bei denen vorübergehend, etwa im vierten Lebensjahr, während des Kieferwachstums wegen der Kleinheit der Milchzähne ein Diastema angedeutet ist. Die spitzen Eckzähne im Milchgebiß und die langen Wurzeln der bleibenden Eckzähne erinnern ebenfalls noch an ihre ehemalige Aufgabe.

Zum anderen müssen bei den Vormenschen bereits wohlausgebildete Fingerbeeren menschlichen Ausmaßes mit Druckkammersystem zum Schutz der angereicherten Tastzellen und der Plattnägel bestanden haben, wie Fossilfunde beweisen. Nach Napier sind die Spitzen fossiler Endphalangen aus der Oldowayschlucht und der Australopithecinen sehr breit und entsprachen in Form und Größe genau der Tuberositas unguicularis des heutigen Menschen. Dies spricht für den Besitz ausgereifter Sinneshände mit entsprechenden Tastballen bei den Vormenschen, wie sie sie von ihren Vorläufern als Grundlage eines sicheren Hangelns übernommen haben müssen.

Die Menschwerdung (Hominisation)

Für die verhältnismäßig schnelle Menschwerdung dürften (während sonst bei der Evolution über zahllose Generationen sich hinziehende Mutationen und Selektionen allein körperliche Fortschritte bringen), Überlieferungen, glücklich zueinanderpassende Zufälle und eine dauernde evolu-

tionäre Rückkoppelung, die wechselseitig als Ursache und Wirkung auftritt, viel entscheidender gewesen sein. Die einzelnen körperlichen Veränderungen gingen nicht, wie Morris sich ausdrückt ... „nacheinander vor sich und ergaben sich nicht eins aus dem anderen im Ablauf großen, folgenreichen Geschehens, sondern gleichzeitig nebeneinander und in Wechselwirkung miteinander. Ein kleiner, winziger Schritt voran, erst hier, dann dort, jeder den anderen bestimmend und vorwärts drängend" ...

Dies zeigt in ganz besonders drastischer Weise die Entwicklung des aufrechten Ganges. Um zur Abwehr von Feinden Waffen beim Zuschlagen oder Zustoßen wirkungsvoll auszunützen, mußten sich die Vormenschen aufrichten (Abb. 6). In Anpassung an das Leben in der Steppenlandschaft mit ihrem hohen Gras waren sie gleich nach ihrem Abstieg von den Bäumen gezwungen, sich möglichst hoch aufzurichten, um bei der Beobachtung der Umgebung ein weites Gesichtsfeld zu haben. Anschleichende Raubtiere mußten rechtzeitig erkannt und günstige Nahrungsmöglichkeiten ausgekundschaftet werden.

Damit war der Übergang zum aufrechten Stand bereits gegeben, der aus der Hakenhandstellung heraus nicht schwierig war, nachdem während der langen Hangelzeit sich die obere Körperhälfte auf die senkrechte Bauweise eingestellt hatte. Mit dieser nicht ganz vollständigen Aufrichtung konnten sich diese Lebewesen zeitweise auf den Hinterbeinen frei, wenn auch etwas schwerfällig bewegen. Noch heute haben die Schimpansen und Gorillas sozusagen als lebende Fossilien den Hakenhandgang mit zeitweiliger Aufrichtung beibehalten und bieten uns für die Menschwerdung unersetzliche Un-

Abb. 6: Schimpanse in Beobachtungsstellung sich aufrichtend, Hände in Hakenstellung (n. Kortland).

terlagen und Beweise. Die Vormenschen dagegen mußten bei ihrer Wehrlosigkeit zur Sicherung ihres Lebens und zur Verteidigung gegen überlegene Feinde noch einen wichtigen Schritt weitergehen und ihren Körper aufrichten, um mit ihren Sinnesgreifhänden ihre künstlichen Waffen aufs beste zu handhaben. Das wiederum beeinflußte die Menschwerdung entscheidend. So ist der aufrechte Gang nichts weiter als die selbstverständliche Folge des Hakenhandganges, sozusagen sein Schlußakt.

Die Zweifüßigkeit (Bipedie)

Allein durch die Tätigkeit der Sinnesgreifhände wurde die Zweifüßigkeit, da sie sich als notwendig und zweckmäßig erwies, erzwungen. Mit jedem Schritt zur Zweifüßigkeit wurden die Hände immer mehr zur Anfertigung und zum Gebrauch von Waffen und Werkzeugen frei. Je mehr sich die Lebewesen auf ihren Waffengebrauch verlassen konnten, um so größer war der Antrieb, sich nur noch auf ihre Beine zu stützen. So ergab sich die Zweifüßigkeit aus einem ständigen Umweltdruck auf die Lebensführung, wobei sich der Handgebrauch zum Waffenführen und das Körperaufrichten zum Zuschlagen bei der Verteidigung wechselseitig als Ursache und Wirkung beeinflußten.

Unter Verlängerung der Beine, Streckung der Hüft- und Kniegelenke,

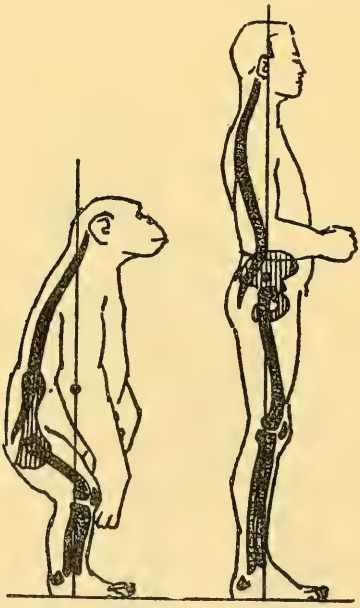


Abb. 7: Stellung der Wirbelsäule und des Beckens vom Menschen und Schimpansen bei aufrechter Körperhaltung. Beide Figuren auf gleiche Größe gebracht. Wirbelsäule des Schimpansen kyphotisch gebogen, Hüft- und Kniegelenke gleichmäßig gekrümmt, Schwerpunkt weit vor der Wirbelsäule. Beim Menschen Wirbelsäule S-förmig gebogen, Hüft- und Kniegelenke fast ganz durchgedrückt. Schwerpunkt in der Mitte des Beckens (n. T h e n i u s).

Umwandlung der ehemals sehr beweglichen Greiffüße zu Schreit- und Standfüßen auf den federnden Fußwurzeln und Mittelfüßen, paßte sich jetzt auch die untere Körperhälfte der senkrechten Bauweise des Gesamtkörpers endgültig an. Die vorausgegangene zeitweilige Aufrichtung der Vormenschen, wie sie heute noch bei den Summoprimaten erhalten geblieben ist, unterscheidet sich dadurch von der Daueraufrichtung des späteren Menschen daß der Schwerpunkt des Körpers infolge der kurzen, in Hüft- und Kniegelenken leicht eingewinkelten Beine wesentlich bodennäher und weiter ventralwärts vor der kyphotisch gebeugten Wirbelsäule liegt, wie es Abb. 7 anschaulich darstellt. Außerdem mußte für diese Haltung eine erhebliche Muskulatur im Rücken und Nacken beansprucht werden.

Worin bestanden nun die statischen Schwierigkeiten bei der Aufrichtung aus dem „Hakenhandgang" zur senkrechten Körperhaltung? Der Körper mußte genau senkrecht über die Unterstützungsfläche der kleinen Füße gebracht und möglichst zweckmäßig durch Einsparen von Muskelkraft in dieser Lage gehalten werden.

Die anatomischen Voraussetzungen für den aufrechten Gang

In einer kurzen Darstellung sei nun auf den verwickelten statischen Umbau eingegangen, wie er sich bei den Vormenschen vom Hakenhandgang zur Zweifüßigkeit vollzog, wobei wir aber weniger Einzelheiten als vielmehr die Grundvorgänge schildern.

Mit Änderung der Hakenhandfortbewegung zum aufrechten Gang wurde die massige, bereits während der Hangelzeit in die senkrecht gestellte obere Körperhälfte um eine Drehachse, die durch die Mitte der Hüftgelenkpfannen läuft, allmählich und für immer aufgerichtet. Gerade die Stelle, an der sich die Aufrichtung vollzog, die Achse, um die sich der Oberkörper bewegte und die Körperregion, die den aufrechten Gang ständig zu überwachen hatte, war daher in ihrer äußeren Erscheinung am stärksten betont. So ist es denn, wie H o e p k e sich ausdrückt: ... „kein Zufall, daß um diese wichtigste Achse unseres Körpers, die Drehachse der Aufrichtung und der aufrechten Haltung, die mächtigsten Knochen liegen: Becken und Oberschenkel, das stärkste Gelenk: das Hüftgelenk, das stärkste Band: das Lig. iliofemorale, der stärkste Muskel: der M. glutaeus maximus, der stärkste Nerv: der Nervus ischiadicus. Es ist kein Zufall, daß am Becken, nahe dieser Achse, sich die größten Faszien unseres Körpers anheften, die Bauchaponeurose, die Fascia lata und die Fascia lumbodorsalis. Es ist kein Zufall, daß die Wirbelsäule, die mit dem Becken und von ihm aus aufgerichtet wurde, sich mit so vielen Wirbeln fest, fast unbeweglich dem Beckenring eingefügt hat" ...

Das Becken als Mittelpunkt der veränderten Statik des Körpers neigte sich aus der hochgestellten Form bei den Affen nach hinten in die Horizontalebene und nahm die Gestalt einer breiten Schüssel an, die zusätzlich zu ihren neuen Aufgaben noch die Eingeweide zu tragen hatte und den Ge-

burtskanal führte. Durch dieses Abkippen des Beckens nach rückwärts, bei gleichzeitigem Strecken der Kniegelenke, wurde der noch immer viel zu weit vor den Hüftgelenken gelegene Schwerpunkt des Oberkörpers durch Rückbiegung der Lendenwirbelsäule unter Ausbildung des Promontoriums nach hinten gebracht. Dafür erzwang die Lendenkrümmung ihrerseits in entgegengesetzter Richtung eine entsprechende Brust- und Halswirbelbiegung, um Oberkörper und Kopf ins Gleichgewicht über die Füße zu stellen. Auf diese Weise konnte das doppel-S-förmig gebogene Rückgrat wie eine lang ausgezogene Spirale auf ihrer Spitze den Kopf elastisch tragen und dazu noch das an ihrer oberen Hälfte ohne verwickelte Stützung befestigte Sparrengerüst des Brustkorbs, in das sich die Wirbelsäule bauchwärts stark einsenkte, balkonartig vorspringen lassen. Um aber die Wirbelsäule in der Senkrechten dauernd in Schwebe zu halten, bediente sie sich einer Vorrichtung, wie sie uns zur Befestigung eines Mastes in einem kleinen Segelboot vertraut ist. Wie Abb. 8 zeigt, ist das „untere Ende desselben im Schiffsboden fest eingelassen und in einiger Entfernung darüber läuft der Mast durch die Ducht (quer verlaufende Bank), so daß er also an zwei Stellen befestigt ist. Der Hauptdruck der Segel liegt an seinem oberen Ende. Wird der Mast durch seinen Segeldruck abgebogen, so bietet er nur bei einer ganz bestimmten Form den größten Widerstand gegen Bruch bei geringstem Materialaufwand und Gewicht. Er muß in der Höhe der Ducht am stärksten sein und von hier aus sich gegen die beiden Enden allmählich verjüngen. Dasselbe können wir für die Wirbelsäule gelten lassen. Sie ist an ihrer stärksten Stelle straff gelenkig mit den beiden Hüftbeinen verbunden und verdünnt sich nach oben und unten. Das untere zugespitzte Ende des Kreuzbeines ist durch Bänder mit den Sitzbeinhökern und den Sitzbeinstacheln verspannt“ (Mollier).

Die Verspannung der aufgerichteten Wirbelsäule mit dem Becken liefert auf der Rückseite der Musculus erector trunci, auf der Vorderseite oben eine Muskelverbindung zwischen Halswirbel und oberer Brustkorböffnung und unten die breiten Muskeln und Faszien der Bauchdecke, die sich zwischen dem unteren Brustkorbabschnitt und dem Becken erstrecken. Die Be-

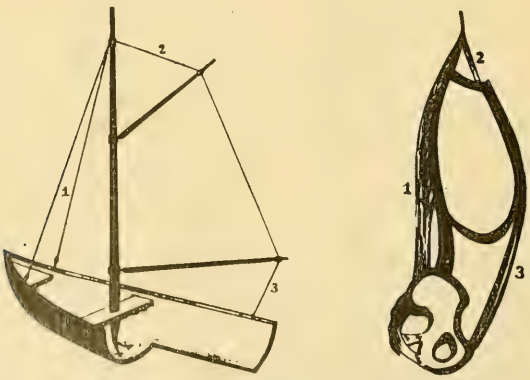


Abb. 8: Vergleich einer menschlichen Wirbelsäule mit einem Bootsmast (n. Mollier).

deutung der Gesamtmasse des M. erector trunci besteht auch noch darin, daß sie das labile Gleichgewicht des Körpers mitüberwachen muß.

Kommen wir nochmals zum Beckengürtel zurück, so bedingt die Zweifüßigkeit nebst Verkürzung und Verbreiterung der Darmbeinschaufeln, daß die Sacro-iliacal-Gelenke mehr an die Oberschenkelgelenke heranrücken und bei aufrechter Körperhaltung übereinander liegen, während sie bei den niederen Primaten in Vierbeinerhaltung hintereinander angeordnet sind. Durch diese Lageveränderung werden Becken und Rumpf gegenüber den Beinen wesentlich gefestigt, so daß die Beine an der waagerecht gelagerten Beckenwanne statisch ausgewogen ausgerichtet verankert werden. Das Bekken ist hinsichtlich seiner Grundplanung durch seine zentrale Stellung im gesamten Körper auf Stand und Stütze eingestellt. In seiner aus zwei paarigen und einem unpaaren Baustein zusammengesetzten Form läßt es so gut wie keine Bewegung in sich zu, so daß Muskeln völlig fehlen, die seine Teilstücke gegeneinander verstellen könnten. Außerdem wurde an dem knöchernen Becken jeder funktionell unnötige Materialaufwand vermieden. Das Ergebnis war eine Rahmenkonstruktion (auch die Kantenverstärkungen der dünnen Darmbeinschaufeln zählen dazu), die für die ansetzenden und abgehenden Muskeln und großen Fascien am Becken eine feste Grundlage bildet.

Mit Erreichen der Zweifüßigkeit bestand die Aufgabe der Beine ausschließlich im Tragen der Körperlast und in der Fortbewegung. Im Gegensatz zu der vielseitigen Beweglichkeit der Arme, die nach der Bauweise eines Greifbaggers nur zur Bedienung der Sinnesgreifhände geschaffen wurden, führte der statische Umbau der hinteren Gliedmaßen, die sich bei den Vormenschen noch durch ziemliche Kürze mit leicht eingewinkelten Hüft- und Kniegelenken und sehr beweglichen Greif- und Stemmfüßen auszeichneten, zu einer Anpassung an die senkrechte Bauweise. Diese war für die obere Körperhälfte bereits während der Hangelzeit eingeleitet worden. Jetzt wurde sie jedoch mit der aufrechten Körperhaltung in allen Einzelheiten der Knochen, Muskeln, Gelenke und Bänder der Beine vollendet. Es mußten die stützenden Beinsäulen als Körpersockel durch Verlängerung in ein günstiges, ausgewogenes Verhältnis zum gesamten Körper gebracht werden und mit ihrem Gewicht und ihrer Masse imstande sein, jederzeit die sich ständig verändernden Balancevorgänge des Körpers aufzufangen und auszugleichen. Nach Vollendung des aufrechten Ganges betrug die Länge der Beine bei Erwachsenen etwa die Hälfte des gesamten Körpers, und die Beine machten zusammen an Masse mehr als ein volles Drittel des Körpers aus.

Die gestreckte Beinsäule des Menschen stellt vom Hüft- bis zum oberen Sprunggelenk eine statische Einheit dar, die auf einem kurzen, straff-federnden Fußgewölbe verankert ist. Durch eine starke Belastung beim Stehen und Gehen sind die Beinsäulen zwar durch besondere Kraft und Festigkeit ausgezeichnet, dafür jedoch ihre Gelenke in ihrem Bewegungsumfang erheblich eingeschränkt. „So zeigen die Beingelenke in der Fortbewegungsrichtung die größten Ausschläge, die durch stärkste Knochen- und Bandführungen gesichert sind. Andererseits ermöglicht die Beschränkung

der passiven Bewegungsapparate den Muskeln, sich auf wenige Bewegungen einzustellen, diese aber um so kraftvoller auszuführen" (v. Lanz & Wachsmuth).

Die sich dreidimensional bewegenden kugeligen Oberschenkelköpfe, durch deren Zentrum die entscheidende Drehachse der Körperaufrichtung geht, stecken zu Zweidrittel in den tief im Beckenknochen eingelagerten Gelenkpfannen, die noch durch Gelenklippen vergrößert sind. Sie werden noch durch stärkste Bänder gesichert, die infolge ihres schraubenförmigen Verlaufes die Gelenkköpfe bei Streckstellung fest auf die Pfanne drücken, um ein Nachhintenfallen und ein Absinken des Beckens beim Gehen auf der Seite des Spielbeins zu verhüten. Der Schraubvorgang wird bei Gelenkbeugung wieder gelockert. Diese einfache und zweckmäßige anatomische Situation spart in Übereinstimmung des gesamten Bauplans beträchtliche Muskelarbeit ein (Goerttler), zumal die Hüftgelenke an und für sich bereits mit dicken Muskelmänteln gesichert sind und dadurch deren Beweglichkeit stark einschränken.

Hier sind im Gegensatz zu den Verhältnissen am Oberarmkopf noch besondere anatomische Konstruktionen eingebaut. Die Gelenkköpfe liegen nicht in Verlängerung der Oberschenkelschäfte, sondern sind durch einen seitwärts weit ausladenden Schenkelhals mit den Schäften stumpfwinkelig verbunden. An der Verbindungsstelle von Schenkelhals und Oberschenkelschaft erheben sich auf der Rückseite die kräftigen, durch eine Brücke verbundenen Rollhügel, an denen ein Teil der das Hüftgelenk umgebenden Muskeln ihren Ansatz findet. Insbesondere erhält der Strecker des Hüftgelenkes als Gegenspieler zu dem Musculus iliopsoas, der kräftige M. glutaeus maximus an dieser Knochenleiste eine breite, fächerartige Aufsplitterung, die für das menschliche Gesäß kennzeichnend ist. Die Menschenaffen haben kein Gesäß. Dabei ergab sich als eine Besonderheit bei der Aufrichtung des menschlichen Körpers im Bereich der Gesäßmuskeln, die ursprünglich alle reine Streckmuskeln waren, ein Funktionswechsel für die M. glutaei medii und minimi insofern als diese zu Beugern wurden. Zur Sicherung der Drehachse ragen die Gipfel der Rollhügel über sie hinaus, wodurch das Bein bei seiner Vorwärtsbewegung nicht gerade durchschwenkt, sondern sich leicht nach außen im Kreis bewegt.

Viel bedeutungsvoller für die Statik der Beinsäule erweist sich jedoch das kranartige Ausschwenken des proximalen Endes des Oberschenkelschaftes. Dadurch, daß sich die Oberschenkelschäfte in ihren unteren Anteilen wieder nach medial zu den Gelenkköpfen zurückwenden und damit die Kniegelenke in die Fallinie zwischen Hüftköpfe und obere Sprunggelenke zu liegen kommen, wird jeder Druck auf die Verankerung der Beinsäulen am Becken durch die kranartige Abbiegung der Schenkelhälse elastisch aufgefangen. Außerdem werden harte Stöße in der Längsrichtung der Beine in allen Gelenken gedämpft. Zugleich bedingt die leicht convexe Biegung der Oberschenkelschäfte nach vorne eine Verlagerung der Kniegelenkachsen nach hinten und erhöht so ihre Standfestigkeit. Wichtig ist aber noch, daß nur auf diese Weise die Kniegelenke bis zum Berühren der Fersen mit dem

Gesäß stark gebeugt werden können und damit erst die Voraussetzung für ein schnelles Laufen (Flucht) geschaffen wird.

Wie bei den dreiachsigen Hüftgelenken sind auch bei den zweiachsigen Kniegelenken zugunsten der aufrechten Körperhaltung eine ganze Reihe von Bremsvorrichtungen angebracht. Diese bestehen jedoch nur aus starken Bändern, welche die Gelenke so schienen, daß sie letztere bei aufrechtem Stand allein feststellen können. Ist aber bei ungünstiger Lage des Schwerpunktes Muskelkraft nötig, so stehen neben den eingelenkigen Muskeln noch genügend zweigelenkige zur Verfügung, die mit ihren sehnigen Abschnitten an den Gelenken vorbeiziehen und sie in ihren Bewegungen einschränken. In diesem Sinne ist auch die Fascia lata so angelegt, daß sie über zwei Gelenke vom Hüftkamm entlang der Außenseite des Oberschenkels bis zum Unterschenkel verläuft und so das gestreckte Kniegelenk festgestellt.

Unter Zunahme der Sicherung der Beingelenke von proximal nach distal sind schließlich die oberen Sprunggelenke nur noch einachsig, sog. Scharniergelenke, wobei die knorpelüberzogenen Walzen der Sprungbeine tief in der Gabel von Schien- und Wadenbein gebettet und dazu noch durch kräftige Bänder und die vorbeiziehenden Sehnen der Unterschenkelmuskeln gesichert sind. So lassen sich die Füße aus der Senkrechtebene nur etwa 30° strecken und 20° beugen.

Als Sohlengänger stellte der Mensch seinen Fuß in die Hauptbewegungsrichtung ein, was eine dauernde rechtwinklige Abwicklung seiner Achse und eine hochgradige Spezialisierung des Fußes zur Folge hatte. Nach Verlust der Greif- und Stemmfähigkeit der Affenfüße mußte sich der menschliche Fuß in einen Stand- und Schreitfuß umbauen. Während Gorillas und Schimpansen noch heute auf den Außenkanten der beweglichen Greiffüße laufen, hat sich mit der Zweifüßigkeit ein in allen Richtungen federnd versteiftes Gewölbe ausgebildet. Im Bereich der Fußwurzeln ist der menschliche Fuß hoch aufgestellt und im Abschnitt der Mittelfußknochen quer zur Längsachse und zugleich längs gewölbt (Abb. 9). Das Hauptgewicht liegt auf dem am stärksten ausgebildeten ersten Fußstrahl, was nur beim Menschen der Fall ist. Die Großzehe verliert ihre Greiffähigkeit, legt sich den übrigen Zehen an und unterstützt so das Abrollen des Fußes vom Boden.

Welche Kräfte sichern das Fußgewölbe so, daß es die Last des menschlichen Körpers unvermindert zu tragen vermag? Die Erhaltung seines Gewölbes verdankt der Fuß nach Weinert seiner Verwringung. Dabei ist der Rückfuß in Auswärtsdrehung (Supination) und der Vorfuß in Einwärtsdrehung (Pronation) um den Mittelfuß verwrungen und erzeugt so im Scheitel des Gewölbes, im Sprungbein, die festeste Stelle des ganzen Fußes.

Nach Goerttler bilden Sprung- und Fersenbein dabei zwei übereinanderliegende Stockwerke, wobei die zwei äußeren Fußstrahlen zum Fersenbein, die drei inneren jene überkreuzend zum Sprungbein verlaufen. Auf diese Weise bildet sich ein hohes muschelförmiges, medial geöffnetes Fußgewölbe, das sich seitlich abflacht.

Bei der Ausgestaltung des Fußes spielt die Gewölbekonstruktion im tech-

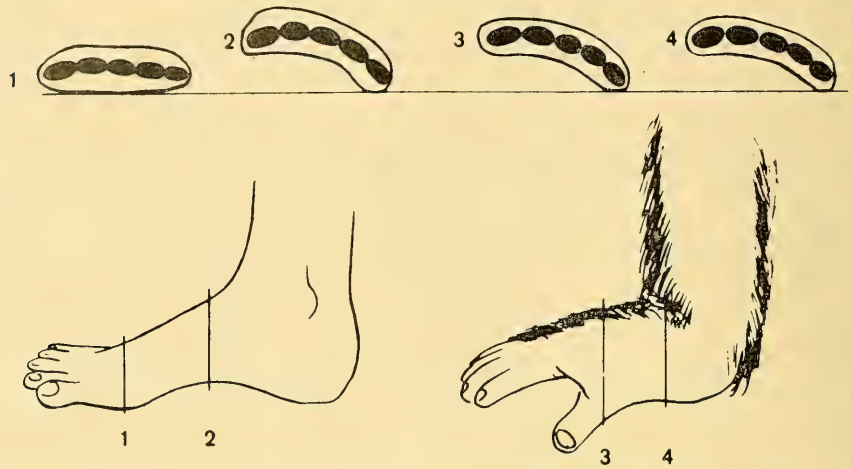


Abb. 9: Vergleich eines menschlichen Fußes mit einem Gorillafuß. Links: rechter menschlicher Fuß mit Längs- und Quergewölbe; vergl. die Querschnitte durch die distalen (1) und proximalen (2) Enden der Metatarsalia. Rechts: rechter Fuß eines Gorillas mit Quergewölbe (Supinationsstellung); vgl. die Querschnitte durch die distalen (3) und proximalen (4) Enden der Metatarsalia (n. A n k e l).

nischen Sinne nur eine sehr untergeordnete Rolle. Ein solches Gewölbe würde sich nur bei festliegenden Fußpunkten und entsprechenden Formen der Knochen von selbst tragen. Beim menschlichen Fußgewölbe zeigt aber nur das Sprungbein als Schlußstein die nötige Keilform. Es sind deshalb starke Bänder auf der Bodenseite des Gewölbes angebracht, die die einzelnen Knochen vielseitig miteinander verklammern, um den waagerechten Schub zu verhindern. So ist beispielsweise gerade das Sprungbein als Schlußstein des Gewölbes durch sehr kräftige Bändermassen an seiner Unterseite mit dem Fernsenbein verbunden. Die über die äußersten Ränder des Gewölbes wie die Sehne eines Bogens gespannte Plantaraponeurose verhütet ein zu starkes Durchbiegen und Abflachen des Gewölbes. Zu dieser passiven Sicherung des Gewölbes kommen aber noch die aktiv wirkenden kurzen und langen Muskelgruppen, die den Gewölberaum ausfüllen und die notwendige Verspannung ausführen. So haben die langen Zehenbeuger zusätzlich noch eine das Längs- und Quergewölbe spannende und das Quergewölbe entlastende Aufgabe. Auch die Beugung der Großzehe würde allein nicht die mächtige Ausbildung dieses Muskels begreiflich machen.

Außerdem erfüllt der Verlauf der sehnigen Ausläufer langer vorderer Unterschenkelmuskeln in einer Knochenrinne an der Innenseite des Sprungbeins die sehr wichtige Aufgabe, daß das Fersenbein unter der Körperlast nicht nach innen umknicken kann. Eine weitere zusätzliche aktive Sicherung erhält das Fußgewölbe aber noch dadurch, daß sich unter ihm die langen, sehnigen Ausläufer vorderer und seitlicher Unterschenkelmuskeln steigbügelartig miteinander verbinden. Die Auspolsterung des Fußgewölberaumes mit entsprechenden Fettmassen, die im Sinne eines Wasser-

kissens wirkt, sorgt dafür, daß bei Belastung des Fußes der Druck auf größere Fläche verteilt wird.

Was die Zehen anbetrifft, so haben sie trotz ihres unscheinbaren Aussehens wichtige Aufgaben zu erfüllen. Sie dienen nicht nur als eine Art von „Strebepfeilern" zum Abbremsen der nach vorne drängenden Schubkräfte des Fußgewölbes, sondern sie können sich durch eine kräftige Spannung der langen Zehenbeuger fest gegen die Unterlage einkrallen und so der Unterstützungsfläche des Fußes ein weiteres Stück, das sog. „Zehenstück" vorne ansetzen.

Nach Mollier „tritt zwar die Bewegung der Zehe im Vergleich zur Hand zurück, dafür sind aber die Zehen durch die Aufgabe, die Unterstützungsfläche des Körpers zu vergrößern und zu verkleinern und dieser Fläche eine verschiedene, sich stets neu anzupassende Form zu geben, von größter Bedeutung beim Gehen". Diese Vergrößerungsmöglichkeit der Fußfläche hat nicht nur für den Fuß größere Bedeutung, siw wirkt sich auf die Statik des ganzen Körpers aus, denn die Vorneigungsmöglichkeit des gestreckten Körpers bei fest dem Boden angepreßten Zehen ist dadurch wesentlich größer. Der Mensch würde ohne diese Möglichkeit der Vorverlagerung der Tragfläche viel schneller hinfallen und jeder einzelne Schritt würde ein anderes Ausmaß haben. Aus einer einfachen verkürzten Abrollbewegung über die Zehengrundgelenke hinaus wird eine verlängerte und federnde Abrollbewegung über die Zehenenden. Sie macht so im wesentlichen den schönen weichen und doch federnden Schritt aus. Fehlen die Zehen, so kommt ein staksiger Gang mit kurzen Schritten zustande. Wohl aus diesen statischen Gründen heraus ist die Beugung der Zehen die bevorzugte Bewegung.

Um seine Aufgaben zu erfüllen, einmal die Körperlast zu tragen, zum anderen dem aufrechten Gang zu dienen, besitzt der gewaltige Muskelapparat der Beine ein erhebliches Gewicht. Es sei nur erinnert an die kräftige Wadenmuskulatur, welche den aufrechten Stand sichert und die nur der Mensch besitzt, sowie an den mächtigen Musculus quadriceps des Oberschenkels, der bei der Vorwärtsbewegung den nach vorne fallenden Körper mit dem Spielbein auffängt und wieder in die Höhe stemmt. Dem gegenüber ist der Skelettapparat der Beine unter Einsparung von Gewicht durch eine äußerst findig ausgerichtete Spongiosaarchitektur als ein ideal funktioneller Leichtbau, der auf Zug-, Druck- und Biegungsbeanspruchung eingestellt ist, sehr stabil gebaut. Nach Nachtigall „steht das Spongiosasystem in jedem einzelnen Knochen nicht für sich. Die Bälkchenzüge enden vielmehr in den Gelenkregionen der Einzelknochen auf solche Weise, daß sie im Ganzen betrachtet, durch das gesamte Beinskelett zu laufen scheinen, vom Schenkelkopf bis in die proximalen Zehenknochen (Abb. 10). Funktionenell bilden sie über Knochengrenzen hinweg im ganzen Beinskelett ein einheitliches trajektorielles Stabwerk, das in Richtung der Hauptspannungstrajektorien des Beines zieht. Jeder Beinknochen für sich stellt einen Leichtbau dar, aber auch das Beinskelett als Gesamtheit einer Reihe von Einzelelementen ist ein vorzüglicher, morphologisch heterogener, funktionell homogener Leichtbau".

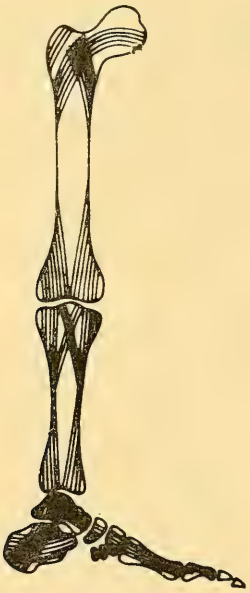


Abb. 10: Scheinbar durchlaufende Trajektorenzüge im Beinskelett und Gewölbekonstruktion der Trajektorenzüge im Fußgelenk (n. N a c h t i g a l l).

Bei einem Vergleich der ausgewogenen Fortbewegung eines Vierfüßlers mit der eleganten Gangart des Menschen scheint diese bei oberflächlicher Betrachtung ebenfalls erstaunlich einfach zu verlaufen. In Wirklichkeit stellt aber das menschliche Schreiten einen überaus schwierigen akrobatischen Balancevorgang dar, bei dem die unteren Gliedmaßen sich pausenlos abwechselnd als Stand- und Spielbeine betätigen.

Im Augenblick, in dem sich der Körper senkrecht hält, bewegt er sich mit seinem Schwerpunkt über das Standbein, indem sich das Becken leicht wie auf einem Zapfen dreht. Gleichzeitig rollt die Fußsohle vom Boden bis zur federnden großen Zehe ab, wodurch sie den Körper nach vorne verlagert. Zur selben Zeit schwingt jedoch bereits das Spielbein nach vorne durch, um mit aufgesetzter Ferse den Sturz aufzufangen und mit durchgedrücktem Knie und aufgerichtetem Hüftgelenk den Körper wieder in die senkrechte Stellung hochzustemmen, so daß das Wechselspiel der Beine von neuem beginnen kann. In der Bewegungsfolge eines Schrittes ruhen beide Füße zusammen nur in einem Viertel dieser Zeit auf dem Boden.

Dieser Balanceakt des menschlichen Körpers stellt bei jedem Schritt eine an das Wunderbare grenzende Fülle gleichzeitiger und unterschiedlichster Muskelarbeiten dar, die sich in der jeweiligen Phase des Stand- und Spielbeins zwischen Spannung und Entspannung von der Großzehe bis zum Oberkörper unter Leitung eines übergeordneten Nervenapparates in genauester Zusammenarbeit von Muskeln, Sehnen, Bändern, Knochen und Gelenken vollziehen. Sehr drastisch und treffend äußert sich N a p i e r über den menschlichen Gang: „Ohne eine auf Bruchteile von Sekunden genaue zeitliche Abstimmung aller Körperbewegungen würde der Mensch auf die Nase fallen. Mit jedem Schritt bewegt er sich am Rande der Katastrophe“.

Vorteile der aufrechten Körperhaltung

Welches waren nun die Vorteile, die sich dem sich aufrichtenden Vormenschen durch Anpassung der unteren Körperhälfte an die senkrechte Bauweise des übrigen Körpers boten?

Die während einer Million Jahre langen Anlaufzeit mit Hakenhandgang und zeitweiliger Aufrichtung des Körpers vorbereiteten Sinnesgreifhände hatten am Ende des Pliozäns mit der endgültigen Aufrichtung des Körpers die beste Verteidigungsstellung für die Vormenschen erzwungen. Von jetzt an konnten die Vormenschen trotz ihrer körperlichen Unterlegenheit in der Verteidigung mit aufgelesenen künstlichen Nahwaffen ihre Überlebensaussichten im Kampf ums Dasein wesentlich verbessern. Durch Vergrößerung des Verkehrsraums ihrer langen Greifbaggerarme war die Handhabung ihrer Waffen schwungvoller, wuchtiger und zielsicherer geworden. Dazu kam der große Vorteil einer besseren Ausnutzung ihres Sehvermögens. Jetzt erhielten die menschlichen Wesen in aufrechter Stellung mit erhobenem Kopf einen Überblick über weite Geländeflächen. Nach W o o d können „Augen, die sich 60 cm über dem Boden befinden im ebenen Gelände ohne Sichtbehinderung 3,2 km entfernte Objekte ausmachen und in 150 cm Höhe noch weitere 1,5 m dazu sehen." Dazu besitzen menschliche Wesen von ihrem Baumleben her nach vorne gerichtete Augen mit räumlicher Wahrnehmung, die zusätzlich durch das Farbsehen im Erkennen von Einzelheiten noch verstärkt wird. Dem gegenüber sind die meisten Tiere farbenblind und vielen fehlt auch die Fähigkeit, feine Einzelheiten zu unterscheiden. So kann nach W o o d „ein menschlicher Jäger die Gegend von seinen Füßen bis zum Horizont in ein paar Sekunden überblicken, indem er nacheinander eine Reihe verschiedener Bilder auswählt und scharf ins Auge faßt".

Als größter Vorteil der durch die Sinnesgreifhände in einem Rückkoppelungsmechanismus erkämpften aufrechten Körperhaltung erwies sich die Arbeitsteilung der vorderen und hinteren Gliedmaßen. Jetzt erst konnte sich die von der Fortbewegung endgültig befreite Hand dank ihrer Doppelleistung nämlich einem hochwertigen Tastvermögen (einem Sinnesorgan vergleichbar) und einer auf 25 Gelenken und 58 verschiedenen Bewegungen beruhenden Manipulierfähigkeit zu einem Universalapparat mit einer Vielseitigkeit vervollkommnen, wie es ihn kein zweites Mal gibt.

Bedeuten so schon die Hände allein ein Wunderwerk, so kommt ihr ganzer Wert aber erst in der Anfertigung von Werkzeugen zur Geltung, mit denen sie ihrerseits wieder Geräte („produzierte Produktionsmittel") gestalteten. In der weiteren Menschwerdung war damit die Grundlage zur Kultur vorbereitet und in ihrem Besitz konnte der Homo sapiens dann die Alleinherrschaft über die Erde antreten.

Mit unseren Vorstellungen übereinstimmend hat sich H u i z i n g a über den ersten und ursprünglichsten Zug, der alle Kulturen stempelt, einmal sehr treffend geäußert: „Kultur bedeutet ein Beherrschen von Natur. Kul-

tur liegt vor von dem Augenblick an, wo der Mensch erfahren hat, wie die Hand, bewaffnet mit dem rohen Steinbeil, Dinge vermag, die ohne dieses außerhalb seines Bereichs lägen. Er hat sich ein Stück Natur dienstbar gemacht. Er beherrscht die Natur, die feindliche und die schenkende. Er hat Geräte erworben, er ist „homo faber“ geworden. Er gebraucht diese Kräfte zum Erwerben, für ein Lebensbedürfnis, zum Verfertigen eines Werkzeugs, zum Schutz seiner selbst und der Seinen, zur Vernichtung von Jagdtier, Raubtier oder Feind. Fortan verändert er den Lauf des Naturlebens, denn all die Wirkungen, die sein Werkzeug zustande gebracht hat, wäre ohne diese Macht nicht eingetreten“.

Waren jetzt die Sinnesgreifhände bei allen ihren Hantierungen vollkommen selbständig, so hatten sie zugleich in einem Rückkoppelungsmechanismus nach Anpassung der langen kräftigen Beinsäulen mit durchdrückbaren Knien auf federnden Fußgewölben an den aufrechten Körperbau mit seiner ausgewogenen Statik eine Gangart erzwungen, wie sie nur der Mensch in solcher Zweckmäßigkeit und Vollkommenheit erreicht hat. Auch W o o d spricht von einer „praktischen Art der Fortbewegung, die ihm kein Tier nachmachen kann“. Zudem kann das normale, für den Menschen so kennzeichnende und ausdauernde Schreiten jederzeit nach Lage und Bedürfnis durch Laufen, Klettern, Schwimmen und Tauchen ersetzt werden.

Bei all diesen Fortbewegungsarten sind aber immer noch die Arme, sei es aktiv beim Klettern oder Schwimmen, sei es passiv zur Sicherung des Körpergleichgewichtes durch Gegenpendeln, mit im Spiel. So bleiben die Arme daher auch lang. Sie reichen beim aufrechten Stand bis zur Mitte des Oberschenkels. Durch das Gegenpendeln beim Gehen dienen sie dazu, Drehbewegungen des Körpers, die durch das Abstoßen und Aufsetzen der Füße hervorgerufen werden, möglichst aufzuheben. Beim Gehen werden die Ellbogengelenke mehr oder minder gestreckt gehalten und die Arme als lange Pendel benützt, während beim Laufen die Armpendel durch Beugung der Ellbogengelenke entsprechend den schnelleren Schwingungen der Beine verkürzt werden. Der Arm eilt beim Pendeln immer um ein Geringes dem gegenseitigen Bein voraus. Beim langsamen Aufwärtsgehen schwingen die Arme oft gar nicht mit, während beim Abwärtsgehen sie hohe Ausschläge machen oder sogar doppelt so schnell pendeln, wie die Beine sich bewegen. Im modernen Wintersport (Slalom, Eisschnell- und Eiskunstlauf) spielen weite Schwünge der Arme eine entscheidende ausgleichende Rolle. Der Verlust eines oder beider Arme beeinträchtigen das Körpergleichgewicht besonders beim Laufen. Das Pendeln ist deshalb so verwickelt, weil es sich um ein Doppelpendel (Ober- und Unterarm) handelt, das durch tonisch gespannte Muskeln beeinflußt wird.

Ausgerüstet mit einem vollendeten Manipulationsvermögen und einer Vielheit von Fortbewegungsarten stand jetzt dem werdenden Menschen die Welt offen und kein noch so fernes Land war für ihn unerreichbar. Weder Urwälder noch Wüsten, weder hohe Gebirge noch Flußläufe oder Meeresarme bedeuteten für ihn unüberwindliche Hindernisse. Aber noch ein weiterer Vorteil der aufrechten Körperhaltung gewährte dem Ur- und Früh-

menschen bei seiner kontinentalen Ausbreitung eine unersetzliche Hilfe. Seine kräftigen gestreckten Beine tragen nicht nur das eigene Körpergewicht, sondern zusätzlich kann er schwerste Lasten tragen, die er mit seinen langen Greifbaggerarmen auf Kopf und Schultern legt und dort festhält Nach Wood kann er „pro Pfund seines Körpergewichtes schwerere Lasten tragen als ein Esel". Die etwas spöttische Bezeichnung des Menschen als „zweibeiniges Kamel" dürfte ihm daher zustehen.

Nur so versteht man die rasche Ausbreitung des Frühmenschen über die Erde, die bereits im ersten Drittel des Pleistozäns, wie Fossilfunde berichten, außer in Afrika auch in Europa und Asien erfolgte. Neben alltäglichen Gebrauchsgütern führte der Frühmensch als Jäger und Sammler seine ganze Behausung in Gestalt einer Zeltausrüstung aus Fell mit sich und konnte damit sogar Klimaschwankungen Trotz bieten. Einen Beweis als Beispiel hierfür bieten uns die viel späteren eiszeitlichen Rentierjäger, die sich auf ihren Jagdzügen mit dem Jahresrhythmus vom Süden Europas bis in den hohen Norden an die Eisgrenze bewegten, um ihren Beutetieren auf den Fersen zu bleiben. Diese späteiszeitlichen Jäger waren allerdings schon Cromagnon-Menschen, also hochentwickelte *Homo sapiens*-Vertreter. Ihre Beweglichkeit war entsprechend den jahreszeitlichen Wildfolgewanderungen sehr groß. Der Cromagnon-Mensch erschien nach Fester vor 50 000—40 000 Jahren in Europa, Asien, Amerika und Australien fast gleichzeitig und löste den reviertreuen und somit weniger beweglichen Neandertaler ab, der bald darauf verschwand. Nordamerika wurde mindestens bereits 30 000 v. Chr. erreicht und zwar eher über die nordatlantische Eisrandbrücke als über die Beringstraße.

Nach Martin hat er nach Erreichen Nordamerikas nur rd. 1000 Jahre gebraucht, um bis Feuerland vorzudringen. Martin errechnete diese Zahl aufgrund einer erwarteten urtümlichen Bevölkerungsexplosion, der die Ausrottung eines bedeutenden Teiles der Großtiere zuzuschreiben ist. Tatsächlich hat man mit Hilfe der Radiokarbon-Datierung nachweisen können, daß Großtiere, wie Mammut, Mastodon, Kamel, Pferd, kurze Zeit nach dem Auftreten des Eiszeitjägers ausstarben.

Einen Schönheitsfehler brachte jedoch die Umwandlung der horizontalen Bauweise der Vierbeiner in die Senkrechte des Menschen mit sich, und zwar in der Verlagerung des Körperschwerpunktes! Der Schwerpunkt unseres Körpers liegt nämlich nicht in der durch die Oberschenkelköpfe laufenden Drehachse sondern einige Zentimeter darüber. Dadurch befinden wir uns ständig bei aufrechtem Stand in einem unsicheren Gleichgewicht. Dieser Schwerpunkt hat stets die Neigung, unter die Drehachse zu fallen, um sich in eine sichere Lage zu begeben. Um dies zu verhüten, wurde ein mächtiger Muskel, der Musculus gluteus maximus ausgebildet, der vom Rücken über das Becken, sich hier anheftend, an die Hinterseite der Oberschenkelknochen führt, um das Nachvornefallen zu verhindern. Die Rückkehr in die ehemalige Vierbeinerstellung wäre leicht gewesen, weil aus ihr die Aufrichtung erfolgte, und in der Tat hat nur der Mensch ein Gesäß.

Die gesamte Umgebung der Drehachse wurde also nur deshalb stark be-

tont, weil wir uns aufrichteten und so aufgerichtet ununterbrochen die Lage des Schwerpunktes überwachen müssen. Dieser Umstand sollte sich jedoch bei der Entwicklung des Gehirns bezahlt machen. Ähnlich dem Entwicklungsdruck der Sinnesgreifhände im Sinne einer Rückkoppelung hat die Notwendigkeit pausenloser genauer Haltungs- und Bewegungsinformationen und -reaktionen einen starken Druck auf die Entfaltung des Gehirns ausgeübt, als dessen sichtbares Zeichen sich der Fuß in ihm entsprechend groß vertreten findet.

Ramapithecus und *Australopithecus*

Wann die Aufrichtung der Vormenschen aus dem Hakenhandgang vollendet war, wissen wir nicht genau, sie dürfte aber in die Zeit von Mitte bis Ende des Pliozäns fallen. Der Aufenthalt in den afrikanischen Urwäldern war kein brauchbarer Ort für die Menschwerdung. Nur die unerbittlichen Forderungen ihres neuen Lebensraumes in der offenen Savanne zwangen die Frühhominiden zur Handhabung aufgelesener künstlicher Nahwaffen. Ausschließlich der Doppelfunktion ihrer Hände an langen Greifbaggerarmen, die sie von ihrem Baumleben her mitbrachten, verdankten sie es, auf dem Boden im Besitz solcher Waffen ihren Kampf um das Dasein überhaupt bestanden zu haben.

An verschiedenen Orten Afrikas und auch Indiens wurden Zähne und Kieferreste von Hominoiden aus dem Pliozänanfang geborgen, die als erste Hinweise in Richtung auf den Menschen enthalten und deren Träger den Namen *Kenyapithecus* und aus einem etwas späteren Zeitraum den Namen *Ramapithecus* erhielten. Vielleicht waren diese bereits im Begriff, die Zweifüßigkeit anzustreben. Dann folgte ein langer Zeitraum von Millionen Jahren, aus dem Knochenfunde fehlen. Erst Ende des Pliozäns häufen sich in Ost- und Südafrika Fossilfunde derart, daß wir geradezu schlagartig entscheidende Aufschlüsse über den Entwicklungsgrad der Hominoiden erhielten. Aus den zahlreichen Fossilfunden konnten eindeutig Beweise erbracht werden, daß sich Ende des Pliozäns die Hominoiden in aufrechtgehende und jagende Räuber gewandelt hatten.

Am Ende des Pliozäns hatte sich unter Auffächerung aus den Hominoiden eine deutlich erkennbare abgegrenzte Gruppe herausgebildet, die heute nach langen, noch nicht abgeschlossenen Auseinandersetzungen der Forscher unter dem Sammelnamen Australopithecinen oder Südaffen zusammengefaßt werden. Sie überdauerten etwa 2 bis $2^1/_2$ Millionen Jahre und reichten noch bis ins Pleistozän hinein. Sie waren noch Tiere, Raubaffen, deren Schädelkapazität im Durchschnitt kaum die eines Gorillas überstieg. Allen gemeinsam war die freie Beweglichkeit ihrer Arme und der aufrechte Gang mit durchgedrückten Knien auf federnden Fußgewölben.

Während dieses verhältnismäßig großen zeitlichen und räumlichen Abschnittes stellten sich bei ihnen unter dem Druck der Umwelt, zumal sich ein neuer Klimaumschwung mit den beginnenden feuchteren und kühleren

Pleistozän anbahnte, evolutionäre Veränderungen ein, die zu Abarten mit besonderen Spezialisierungen führten, wobei manche unterschiedliche Gruppen, wie Fossilfunde beweisen, gleichzeitig miteinander vorkamen. So lebte vor etwa 1 bis 1½ Millionen Jahren der kleine und zierliche *Australopithecus africanus* mit einer zwar aufrechten aber leicht wiegenden Gangart zusammen mit dem kräftigen, etwas größeren *Australopithecus robustus,* dessen Beinknochen darauf hindeuten, daß seine Haltung noch nicht vollkommen aufgerichtet war. Der *A. africanus* war zwar ein Allesfresser, aber der Fleichverzehr spielte die Hauptrolle. Der *A. robustus* dagegen war Pflanzenfresser geblieben. Sein Schädel war massiver und sein Kiefer mit gewaltigen Zähnen stärker als beim *A. africanus.* Die Männchen besaßen sogar einen Scheitelkamm zur Anheftung kräftiger Kaumuskeln. *A. robustus* dürfte einen ausgestorbenen Zweig der menschlichen Entwicklungslinie dargestellt haben.

Als seinen letzten und wichtigsten Fund entdeckte L. Leakey 1960 in der Oldowaischlucht Fossilreste eines Vormenschen, der vor 1,9 bis 1,6 Millionen Jahren lebte und den Namen *Homo habilis* erhielt. Dieser *Homo habilis,* etwa von der Größe des *A. africanus,* war ebenfalls ein Allesfresser. Er fiel aus dem Rahmen der übrigen Australopithecinen heraus, weil sein Hirnschädel höher und sein Hinterkopf stärker ausgewölbt war. Seine Schädelkapazität wurde mit 680 cm^3 berechnet und übertraf deutlich die der anderen Südaffen mit etwa 500 cm^3 und darüber. Die Fragen um den *Homo habilis* sind bisher noch nicht ganz geklärt. Nach neueren Untersuchungen wird er als ein weiterentwickelter Australopithecine geführt und als *Australopithecus habilis* bezeichnet. Bisher galt er als Übergangsform zu den Affenmenschen *(Homo erectus).*

Bei Abschluß unserer Arbeit wurde das Problem um den *A. habilis* der Zeitbestimmung und Eingliederung in die Vormenschenlinie von neuem durch einen sensationellen Fund eines vormenschlichen Schädels und Oberschenkelknochens durch Leakeys Sohn Richard in Kenia am Rudolfsee bereichert. Auf einem Paläontologen-Symposion im November 1972 in London stellte R. Leakey seinen Fund vor und bezeichnete ihn als den ersten Menschen, der vor 2,6 Millionen Jahren lebte. Nach seiner Ansicht scheidet der *Australopithecus* als direkter Vorfahre des *Homo sapiens* aus. Er sagt weiter, daß gegenüber dem *Australopithecus* mit seinen starken Augenwülsten und seinem kleinen Schädel der neue Fund keine Augenwülste, wohl aber eine relativ hohe Stirn zeige und dem *Homo sapiens* viel ähnlicher sei. Vor allem spräche auch die Schädelform und das große Gehirnvolumen von 800 cm^3 für die enge Verwandtschaft mit dem *Homo sapiens.* Auch die dabei gefundenen Hüftknochen seien von denen des heutigen Menschen nicht zu unterscheiden.

Leakeys Ansichten werden von vielen Fachleuten noch nicht geteilt. Sie vermuten, daß es sich doch nur um ein innerhalb der Variationsbreite des *Australopithecus* liegendes Individuum handelt. Auch Weiner steht auf dem Standpunkt, daß die obere Grenze der gesamten Australopithecinengruppe aus statistischen Gründen bei 800 cm^3 zu suchen sei. Wenn

auch heute im Einzelnen die Frage über die Eingliederung der verschiedenen Untergruppen der Südaffen in die Stammeslinie noch nicht vollständig geklärt ist, so steht fest, daß mit Erreichen der Zweifüßigkeit in körperlicher Hinsicht bereits, wenn auch noch in entsprechender Kleinheit, die menschliche Gestalt in allen Einzelheiten, mit Ausnahme der Greifhände und des Großhirns, erreicht war. Aus dem reichen Fossilmaterial der Australopithecinen in Ost- und Südafrika liegen genügend überzeugende Beweise vor, die keinen Zweifel mehr aufkommen lassen.

Fassen wir die wichtigsten Punkte der Menschwerdung noch einmal zusammen: Am menschenähnlichsten war nach Verkleinerung der Eckzähne das Gebiß mit seinem parabolischen Zahnbogen, dazu kam die Wölbung des Gaumens und der Verlust der als „Affenwulst" auf der Innenseite des Unterkiefers bekannten Verdickung. Es konnten mit den Kiefern sogar Mahlbewegungen ausgeführt werden, was bei den Menschenaffen nicht möglich ist.

Durch Verschiebung des Hinterhauptloches nach vorne, fast bis zur Mitte der Schädelbasis, wurde der Kopf aufrecht getragen. Entsprechend der während der Hangelzeit erworbenen senkrechten Bauweise des Oberkörpers hatte sich jetzt auch die untere Körperhälfte einschließlich der Wirbelsäule dieser Bauweise angepaßt. Funde von Beckenresten zeigen ein breites Hüftbein wie beim Menschen, an das nicht nur die Sitzmuskulatur sondern auch Teile der Rücken- und Bauchmuskeln ansetzen, letztere, um bei aufrechter Körperhaltung den Eingeweiden festen Halt zu bieten.

Das Studium der Beinfossilien erweist lange und gerade Röhrenknochen, an den Füßen Längs- und Quergewölbe, sowie Großzehen, die nur in der senkrechten Ebene bewegt werden konnten, damit wie beim Menschen beim Auftreten mit der ganzen Sohle die Füße federnd und von Erschütterungen gedämpft, abgerollt werden konnten. Die Arme waren, vom Hangelleben geprägt, lange Greifbaggerarme geblieben.

Einer besonderen Betrachtung aber bedürfen noch die Hände. Wie bereits im Vorhergehenden gesagt wurde, hatten die Fingerbeeren, wie aus den Fossilien von Endgliedern hervorgeht, seit der Hangelzeit die endgültige menschliche Form bereits erreicht.

Dagegen dürfte das Manipulationsvermögen der Südaffen noch im wesentlichen mit dem Stand von Menschenaffenhänden gleichgewesen sein, denn genügend Befunde an Finger-, Mittelhand- und Handwurzelknochen bestätigen, daß zu jener Zeit noch „Primitivhände" vorhanden gewesen sein müssen. So führt N a p i e r an: „Obwohl es eine kleinere Hand war, zeigt die relative Länge der Metacarpalia und Phalangen an, daß die Proportion zur Handfläche dieselbe war, wie beim Menschen. In der ausgeprägten Krümmung der Phalangen und Metacarpalia besteht aber eine Ähnlichkeit zum Gorilla. Ähnlich dem Daumen des Gorillas war er beim Südaffen in einem kleineren Winkel angesetzt als beim Menschen und war auch kürzer als dessen Daumen. Immerhin ragte er aber etwas über das Grundgelenk des Zeigefingers hinaus. Auch die Artikulation zwischen Daumen und Zeigefinger ist ebenfalls gorilloid und schließlich gleicht von den Handwurzel-

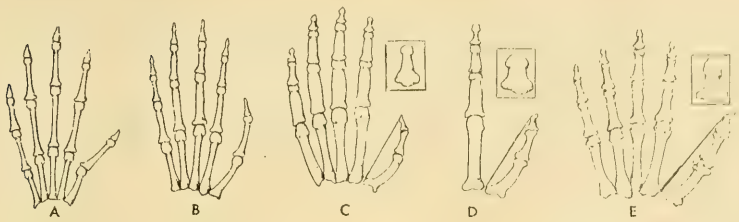


Abb. 11: Handskelett der Primaten (n. Napier), a Koboldmaki, b Kapuzineraffe, c Gorilla, d Australopithecine, e rezenter Mensch. Bei Australopithecus noch gorilloide Züge (aus Weiner).

knochen das Capitatum zwar dem Menschen, hat aber gewisse affenähnliche Züge" (Abb. 11).

Ein Gegenüberstellen des Daumens zu den anderen Fingern dürfte daher bei den Australopithecinen gar nicht möglich gewesen sein. Sie konnten zwar den Daumen abwinkeln und auch fest an den Zeigefinger anpressen, was ihnen zu einem festen Zugreifen verhalf, aber eine nur für Grobgriffe geeignete Hand kann sich mit der Genauigkeit der menschlichen Handtätigkeit nicht messen.

Nach Napier „würde aber die Greifkraft allein schon genügt haben durch eine Stein-an-Stein-Technik aus Geröll Werkzeuge oder einfache Handäxte herzustellen". Diese „Primitivhände" der Australopithecinen dürften sich, um es hier bereits vorauszunehmen, in der Weiterentwicklung, wie aus den groben Geräteformen abzulesen ist, noch beim *Homo erectus* bis in das jüngere Acheuléen erhalten haben. Erst der Spätmensch muß mit der Gegenüberstellbarkeit des Daumens das Manipulationsvermögen der Hände des heutigen Menschen erworben haben, denn von da an konnte er Fernwaffen und Geräte in den vielseitigsten Formen herstellen.

Die ersten Waffen und Geräte des Vormenschen

Hier erhebt sich jetzt die Frage, welches waren denn überhaupt die ersten Waffen, deren sich die aus dem „Hakenhandgang" aufrichtenden Vormenschen bedienen konnten, um sich erfolgreich wehren zu können? Zunächst muß man wohl als Ersatz für fehlende natürliche Waffen, wie Krallen, muskelbepackte Pranken, Raubtiergebisse usw. an hölzerne, mit den Sinnesgreifhänden geführte Nahwaffen denken, denn schwerlich konnte es im Anfang ein in der Hand gehaltener Stein gewesen sein. Er würde die Hand nur binden und einen stärkeren Angreifer kaum abwehren oder gar erledigen. Jeder in der Selbstverteidigung geübte Kämpfer weiß, daß eine geübte freie Hand durch Kantenschlag, geballte Faust oder dolchartig vorgestreckte Finger eine viel gefährlichere und tödliche Waffe sein kann als ein plumper Stein in der Hand. Selbst mit einem Fäustel kann man kaum eine Ziege erschlagen. Dagegen dürften Bruchstücke von Ästen und Zweigen, zu Knüppeln oder Keulen hergerichtet, bei den langen Armen der Praehominiden

ihre ersten Waffen bedeutet haben, mit denen sie über den Verkehrsraum ihrer langen Arme hinaus sich Feinde vom Leibe halten oder töten konnten. Als ehemalige Hangler waren sie mit Ästen vertraut, die ihnen während ihres Millionen Jahre langen Baumlebens gleichsam in die Hand gewachsen waren. Eine Vorstellung, wie geschickt und treffsicher sie wohl bereits damals damit umgehen konnten, beweisen Beobachtungen Kortlands an wildlebenden Savannenschimpansen, „die mit etwa zwei Meter langen Stöcken, die sie von den Bäumen brachen, fürchterlich und zielsicher auf ihren Todfeind, den Leoparden, einschlugen und dabei, wie Filmaufnahmen zeigen, eine Auftreffgeschwindigkeit von etwa 90 km/Std. erreichten“ (Abb. 12).

Erst in zweiter Linie dürften die Hominoiden Steine zu Werkzeugen und Geräten benutzt haben. Ein einfacher Geröllstein war zunächst ihr „Taschenmesser“, um Nüsse zu knacken, Knochen aufzuschlagen und harte Pflanzenteile zu zerquetschen. Zersplitterte Steine oder abgeschlagene Stücke mit scharfen Spitzen oder Kanten konnten bereits bestimmten Zwecken dienen, wie etwa dem Zerteilen von Fleisch und dem Abkratzen von Weichteilen aus Fellen. So verwandte nach Dart bereits der *A. africanus*

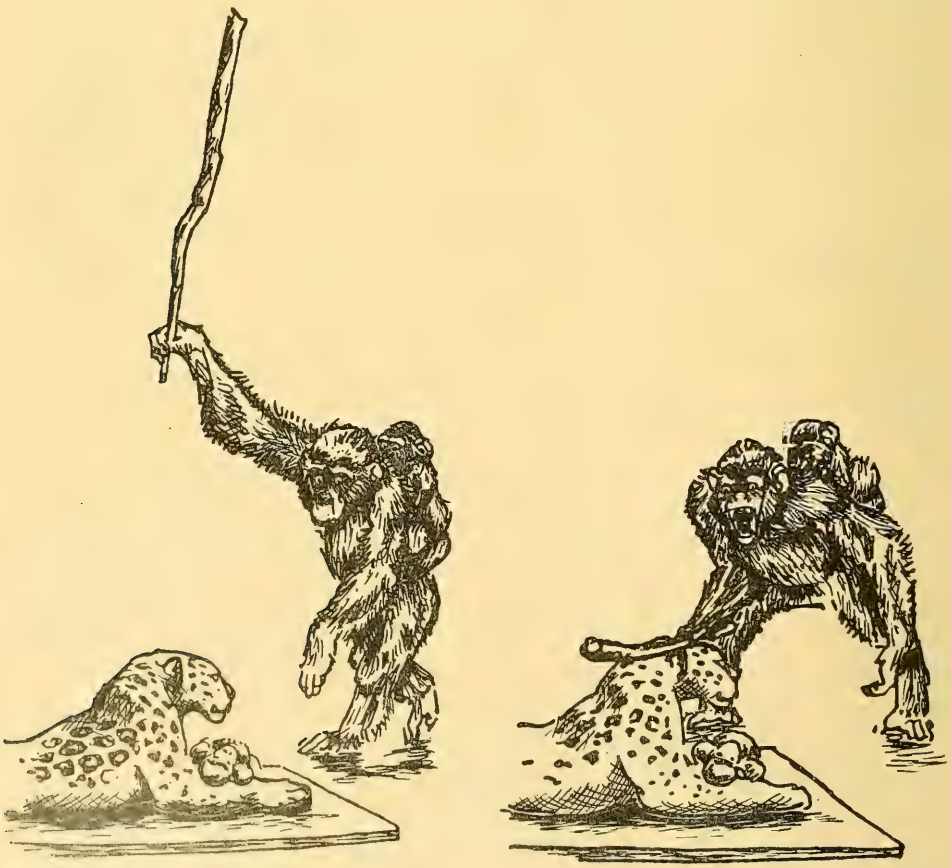


Abb. 12: Schimpansin führt gezielten und wuchtigen Schlag gegen Leopardenattrappe (n. Kortland).

natürliche Gegenstände systematisch als Werkzeuge. Fossilfunde aus Makapansgat waren begleitet von typischen Arbeitsgeräten der sog. Knochen-Horn-Zahnkultur. Auch L. Leakey entdeckte zusammen mit Fossilfunden des *A. habilis* typisch angeschlagene Geröllsteine, die er als Oldoway-Industrie bezeichnete. Sie dürften wohl die ersten echten Werkzeuge der Vormenschen darstellen.

Die Ernährung des Vormenschen

Verbunden mit der Erlangung der Zweifüßigkeit der Hominoiden verlief gleichzeitig auch die Umstellung ihrer Ernährung. Das reichliche Angebot kohlehydratreicher Nahrung aus ihrer ehemaligen üppigen Urwaldzeit verringerte sich allmählich mit der Änderung des Klimas zu einer Trockenzeit. während der *A. robustus* Pflanzenfresser blieb und ausstarb, entwickelten sich die übrigen Australopithecinen zu Räubern, die vornehmlich von Fleischnahrung lebten. Sie wurden Jäger und Sammler, wie es unter den Primaten nur der angehende Mensch in diesem Maße erreichte. Ihre Fleischnahrung ergänzten sie durch Aufschlagen von Markknochen.

Während des langdauernden Pliozäns hatte sich die Lebensweise der Vormenschen und ihre Verteidigung mit Nahwaffen kaum verändert, es sei denn, daß man gegen Ende dieser Zeit die systematische Benutzung aufgelesener brauchbarer Knochen (Oberschenkelbein u. a.) als Fortschritt ansehen will. Schlagmarken, die man an Schädeln der Australopithecinen feststellen konnte, beweisen, daß sie von eigenen Oberschenkelgelenkköpfen herrühren. Offenbar ging bereits früh bei ihnen das Verhalten, Artgenossen zu schonen, verloren. Anders sind die an den Schädeln beobachteten Verletzungen nicht zu erklären. Die kämpferischen Auseinandersetzungen richteten sich wohl nur gegen Sippenfremde, jedoch nicht gegen Sippenangehörige. Kannibalismus scheint daher gang und gäbe gewesen zu sein. Von allen Primaten ist nur der Mensch Kannibale, was sich bis zu den Mammutjägern von Krapina, ja bis zu den heute noch auf dem Stand von Steinzeitmenschen lebenden Kopfjägern Neuguineas feststellen läßt.

Die Hordenbildung beim Vormenschen

Einen zusätzlichen Schutz zu überleben bot den Vormenschen noch ihre Geselligkeit mit den zugehörigen Verhaltensweisen, nämlich gemeinsam in hierarchisch geordneten Verbänden zu handeln. In einer unerbittlichen Umwelt boten nur gestrafft geordnete größere Einheiten die Möglichkeit, sich für die Dauer gegenüber stärkeren Gegnern zu erhalten. Jeder Einzelgänger war sonst dem Untergang preisgegeben. „Der Sonderling, der Erneuerer, der Andersgeartete" hatte, wie Ardrey schreibt, „keinen selektiven Überlebenswert. Und so wurde die Gesellschaft zum Instrument der Natur und half auch gleichzeitig die genetische Vielheit in Grenzen zu hal-

ten". Ardrey vergleicht die Horden der Vormenschen mit Kriegern und schreibt: ... „Eine Nation von Kriegern, die um Überleben kämpft, kann nur einen rigorosen Gesellschaftsvertrag haben. Sie muß vom Einzelnen den Verzicht auf seine Bedürfnisse fordern, sie kann nur als Gruppe existieren. Während des ganzen Pliozäns waren die hominiden Gesellschaften winzige biologische Nationen, die um ihre Existenz kämpften und die Qualität der Gruppe, nicht die Leistung, des einzelnen Mitgliedes, waren ausschlaggebend für das Überleben" ... So findet auch Ardrey keine bessere Erklärung, „warum die hominide Linie in einem entwicklungsgeschichtlich so langen Zeitraum nichts anderes zusammenbrachte, als zu überleben. Das Bedürfnis nach der lebenswichtigen sozialen Ordnung schloß die für die Entwicklung jeder Individualität essentielle Unordnung praktisch aus".

Eine gewisse Vorstellung von der Lebensweise der Vormenschen geben uns Beobachtungen an heute lebenden Pavianen, die sich in baumarmen, von Raubtieren durchstreiften Savannenlandschaften halten und sich mit einer hierarchisch aufgebauten verteidigungswirksamen Marschordnung bewegen. Auch verfügen sie über ein gemeinsames Warnsystem. Das gleiche konnte auch Kortland bei wildlebenden Savannenschimpansen feststellen. Auch diese entwickelten bereits ein bestimmtes Zusammenspiel mit Umzingeln und in Reserve gehaltenen Eingreiftieren für den Notfall.

Betonen wir noch einmal, daß am Pliozänende mit Vollendung des Aufrechtgehens und dem sich daraus ergebenden Körperumbau der körperliche Rohbau des sich in den Australopithecinen anbahnenden Menschen, mit Ausnahme von Gehirn und Händen, weitgehend fertiggestellt war.

Dreimal hatten bisher die Sinnesgreifhände als Schrittmacher in die Menschwerdung entscheidend eingegriffen. Das erste Mal, als sie das Hangelklettern der Menschenaffen mit Ausbildung langer, in drei Raumachsen sich bewegender Greifbaggerarme und eines gestreckten, breiten Rumpfes ermöglichten und damit den Umbau des Körpers von der horizontal ausgerichteten Bauweise der Vierbeineraffen in die senkrecht ausgerichtete der nachfolgenden Vormenschen einleiteten. Das zweite Mal, als sie die kleinen, knapp schimpansengroßen und an sich wehrlosen Vormenschen nur durch den Gebrauch künstlicher unbearbeiteter Waffen (wie Äste und Knüppel, mit denen sie, geübt durch ihr ehemaliges Baumleben, geschickt umgehen konnten) in einer gefährlichen Umwelt den Kampf ums Dasein bestehen ließen. Das dritte Mal, als sie unter Umweltdruck durch Rückkoppelung aus dem Hakenhandgang der Menschenaffen die bleibende Zweifüßigkeit der Vormenschen erzwangen und damit die Arme von der Fortbewegung befreiten. Denn erst die völlig aufrechte Körperhaltung bot ihnen so gute Bedingungen, daß sie sich durch immer wirksamere Waffen und ständig verbesserte Steingeräte für die Zukunft durchsetzen und ihre Überlebensaussichten sichern konnten.

Bis zu dieser statisch ausgewogenen senkrechten Körperaufrichtung mit wesentlich verbesserter Verteidigungsmöglichkeit waren unsere Vorfahren immer noch tierische Wesen, deren Leben überwiegend von angeborenen Verhaltensweisen bestimmt war. Das Leben der Vormenschen war hart und

gefährlich. So schreibt Lorenz: ... „Als Jäger und Fleischfresser waren sie stets von den Zufällen ihres Beuteerwerbes abhängig, fast immer hungrig und ihrer Nahrung nie sicher. Als Tropenwesen, die allmählich in gemäßigte Breiten vordrangen, müssen sie unter dem Klima schwer gelitten haben und da sie mit ihren primitiven Waffen den Großraubtieren ihrer Zeit keineswegs überlegen waren, müssen sie in einem Dauerzustand höchster Alarmbereitschaft und Angst gelebt haben. War einmal ein Großtier erlegt, so war es das Klügste, sich so voll zu fressen wie nur irgend möglich, denn dies bedeutete eine lebensnotwendige Strategie des Überlebens" ... In einer solch mörderischen Lebenslage mit einer überlegenen Großraubtierwelt in offener tropischer Savannenlandschaft und mit erschwerter Nahrungsbeschaffung durch pausenlose Jagd nach Kleintieren dürften einer raschen Bevölkerungszunahme der Australopithecinen Grenzen gesetzt gewesen sein.

Nach Erreichen der aufrechten Körperhaltung mit durchgedrückten Knien war die Entwicklung des menschenähnlichen Körpers in statischer Hinsicht endgültig beendet. Auch die untere Körperhälfte hatte sich der senkrecht ausgerichteten Bauweise des Gesamtorganismus angepaßt. Die Wirbelsäule trug jetzt mit ihrer S-förmigen Biegung federnd den Kopf in einer waagerechten Ebene. Damit hatte die Natur zunächst ihre Aufgabe gelöst. In Rückkoppelung war durch die Sinnesgreifhände während des Pliozäns die Arbeitsteilung zwischen Arm und Bein, zwischen freien Hantieren und Gehen auf zwei Beinen erreicht worden.

Mit diesem Ergebnis hätte die Entwicklung der Praehominiden eigentlich ihr Ende finden können. Nach dieser besonderen Leistung der Körperaufrichtung hätten die Australopithecinen als Raubaffen und noch echte Tiere unter besseren körperlichen Bedingungen und unter dem Schutz von Nahwaffen weiter dahinleben können. Sie hätten aber auch nach dieser Entwicklung aussterben können, wie uns Beispiele aus der einseitigen Entwicklungsgeschichte (Saurier, Säbelzahntiger, Riesenhirsche etc.) beweisen.

Aber gerade das Gegenteil ereignete sich bei der Menschwerdung. Hier trat als unvorhergesehener, zusätzlicher Gewinn, oder sagen wir als ein glücklicher Zufall eine entscheidende Wende ein, die sich unmittelbar aus der Zweifüßigkeit und letztlich mittelbar aus der Funktion der Sinnesgreifhände ergab. Ein bis dahin völlig brachliegendes geistiges Vermögen, von seinen Fesseln befreit und nutzbringend einbezogen, vollendete nun den letzten Akt der Menschwerdung über das Stadium des *Homo erectus* hinaus zum *Homo sapiens*.

Als wichtiges Endergebnis der erreichten aufrechten Körperhaltung der Hominiden hatte sich nämlich das Hinterhauptsloch zur Mitte der Schädelbasis verlagert, so daß der Kopf mit seiner ganzen Gewichtsmasse von oben her auf die Wirbelsäule zu lasten kam und sich in einem waagerechten Gleichgewicht ausbalancierte (Abb. 13). Damit verschwanden die dicken knöchernen Vorsprünge am Hinterhauptsknochen für den Ansatz der kräftigen Nackenmuskeln und des starken Nackenbandes, das bei den Vierbeinern zum Tragen des nach vorne herunterhängenden Kopfes diente, und schließlich

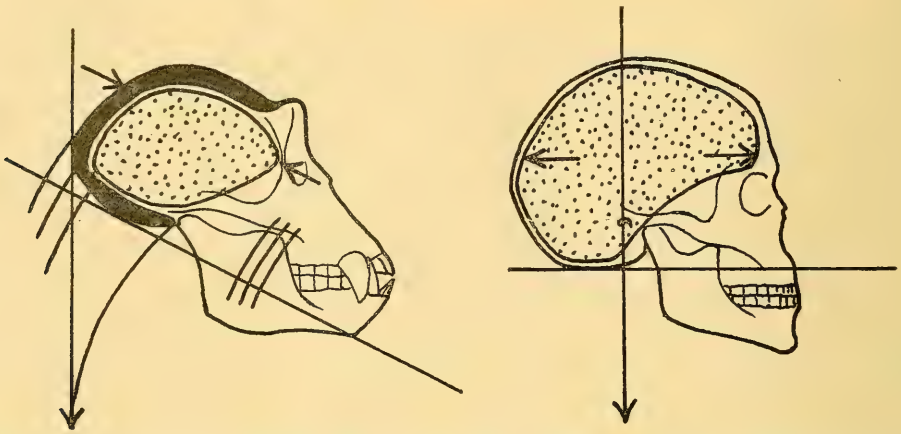


Abb. 13: Entfaltung des menschlichen Großhirns: a Schimpanse: Kopf gesenkt vor der Schwerpunktslinie, Großhirnentfaltung gebremst durch Kräfte der Nacken- und Kaumuskulatur (Kapazität des Schädels bis 800 ccm); b aufrechtgehender Hominide: Kopf horizontal ausgewogen, Schwerpunktslinie geht durch die Mitte des Schädels. Nach Wegfall der bremsenden Kräfte, explosionsartige Entfaltung des Großhirns durch Freiwerden der Wachstumspotenz, Ausdehnung der Schädelkalotte (1400 bis 1500 ccm).

auch der Widerrist an der unteren Hals- und oberen Brustwirbelsäule. In diesem Zusammenhang bildete sich auch die vorspringende Schnauze mit ihren kräftigen Kaumuskeln zurück, da die frei gewordenen Hände deren Aufgabe größtenteils übernahmen. Damit veränderten sich die topographischen Verhältnisse der Gesichtspartie grundlegend. Aus dem Hintereinander von Maul, Nase- und Augenhöhlen formte sich ein stockwerkartiges Übereinander, das zu einem entscheidenden Kennzeichen für den werdenden Menschen wurde. Das Gesicht wurde flacher und ein Mienenspiel konnte sich ausbilden. Die Entwicklung frei beweglicher Lippen und eines Kinnes und ihre Auswirkung auf die Zunge waren Vorboten für bessere Lautäußerungen und einer späteren Sprache. Mit der Horizontalstellung des Kopfes hing schließlich auch die Einstellung der Sehachse mit Blickrichtung nach vorne zusammen.

Jetzt waren die Voraussetzungen für die Entfaltung des Gehirns geschaffen, nachdem die knöchernen Hindernisse am Schädel gefallen waren. Fragen wir nach den Ursachen dieser sich nun stürmisch, gemessen an den vorhergehenden langen Entwicklungszeiten fast explosionsartigen Großhirnentfaltung, so finden wir die Erklärung im Knochengewebe. Es verhält sich nämlich außerordentlich plastisch und kann durch äußere Einflüsse gezwungen werden, die verschiedensten Verformungen anzunehmen. Jeder wachsende Knochen, ja selbst der ausgewachsene, kann infolge Dauerwirkung kleiner Kräfte durch Zug, Druck oder Biegung ganz allmählich umgeformt werden und sich den neuen Kräfteverhältnissen anpassen, was uns beabsichtigte Knochenverbildungen zu kultischen Zwecken, Haltungsanomalien meist bei Kindern oder Befunde nach Knochenverletzungen zur Genüge beweisen.

Die Plastizität der Knochen und deren Verformungsbereitschaft durch äußere Einflüsse konnte auch in Versuchen nachgewiesen werden, z. B. durch Washburn der Einfluß der Kau- und Nackenmuskulatur auf die Schädelbildung. Wenn nämlich bei neugeborenen Ratten auf einer Seite Kau- und Nackenmuskeln entfernt werden, so fehlen später bei erwachsenen Tieren auf der operierten Seite die Knochenvorsprünge, die den Muskeln zum Ansatz dienen sollten, während auf der nicht operierten Seite die ursprünglichen normalen Verhältnisse erhalten bleiben. Beziehen wir diese Ergebnisse auf die Entwicklung des Schädels, so gibt die nicht operierte Seite gewissermaßen noch die Verhältnisse der Affen wider, während auf der behandelten Seite Bedingungen entstehen, die denen der heutigen Menschen entsprechen.

Bei den Menschenaffen bilden die Muskeln zum Tragen des nach vorne und unten herabhängenden Kopfes und der kräftige Kauapparat stark hemmende Widerstände für die Entfaltung des Gehirns. Erst als diese endgültig in Wegfall kamen, entfaltete sich das Gehirn für seine neuen Aufgaben. Es konnte sich im Großhirn, ähnlich einer Baskenmütze, für die hier der volkstümliche Name „Hirnsocken" vortrefflich paßt, über das alte Stammhirn ausdehnen. Das zunehmende Gehirn in seiner Kugelform hob jetzt die Stirn und erweiterte das Schädeldach auf das menschliche Maß. Natürlich konnte die Entfaltung des Großhirns nur vor sich gehen, wenn neue Aufgaben zu erfüllen waren. Hier war es wieder wie beim Wechselspiel zwischen Armen und Beinen der vielseitige Einsatz der Sinnesgreifhände mit ihrer räumlichen Nahorientierung und dem Greifvermögen, der nach Art einer Rückkoppelung auch als positive Rückwirkung bezeichnet, die Entfaltung des Großhirns anregte. Die immer besser werdende Handfertigkeit, gefördert durch die Verlängerung des Daumens und seine zunehmende Gegenüberstellbarkeit förderte laufend die Hirnentfaltung, so daß das Großhirn die Handlungen überwachen und durch Zusammenarbeit mit anderen Hirnabschnitten wirksam ausnutzen konnte. Hand und Hirn wurden gegenseitig immer abhängiger voneinander. Jede Steigerung auf der einen Seite kam gleichermaßen der anderen zugute, so daß es nicht mehr möglich ist, die miteinander verflochtenen Anregungen jede allein für sich zu betrachten. So wurde die Herstellung immer neuer und immer nutzbringenderer Handerzeugnisse von entscheidender Bedeutung für die Menschwerdung und der angehende Mensch immer abhängiger von ihnen.

Mit der systematischen Anfertigung von Waffen und Werkzeugen setzt auch eine andere Art des Denkens ein. Während beispielsweise ein Schimpanse auch gelegentlich Waffen und Geräte benutzt, dabei aber nur auf augenblickliche Reize reagiert, konnte der werdende Mensch, angeregt durch Erinnerungsbilder, künftige Situationen vorausdenken und sich dabei vorstellen, wie er seine Handerzeugnisse dabei nutzbringend anwenden könnte. Er konnte sozusagen auf Vorrat arbeiten. In dieser Fähigkeit eines schöpferischen Denkens offenbart sich der grundlegende Unterschied zwischen Tier und Mensch.

Zur Oberflächenvergrößerung des Großhirns legte sich die graue Hirn-

rinde in Furchen und Windungen, die eine funktionelle Gliederung in streng gesonderte „Rinderfelder“ erkennen lassen.

Ein Beweis für die überragende Rolle, die die Fingerbeeren mit ihrer taktilen Gnosis durch ihre Anreize auf das Großhirn spielen, liefert uns die Ausbildung eines entsprechend großen Repräsentationszentrums im obersten Abschnitt der hinteren Zentralwindung, das sich gleichzeitig mit den davorliegenden motorischen und im weiteren Bereich angrenzenden sensorischen Rindenfeldern verbinden kann. Mit vollem Recht betont daher der Anatom von Kügelgen: ... „Die vergleichende experimentelle Neurologie kommt im Hinblick auf die Bedeutung der sensiblen und motorischen Hirnrindenfelder für die Hand zum Schluß, daß die Evolution der Hand die Evolution des Gehirnes sei“.

Um einen Begriff von den unterschiedlichen Größenverhältnissen der einzelnen Areale der sensiblen Zentralwindung zu erhalten, lassen wir besser als viele Worte, eine Trickzeichnung eines „Rindenmännchens“ nach v. Ditfurth auf uns wirken, die die Verhältnisse der Detailkarte der Körperempfindungssphäre angibt (Abb. 14). „Eine Hand in überdimensionaler Größe verkörpert hier das hochentwickelte Tastgefühl der Hände und Finger, dem ein relativ großes Hirnareal zur Aufnahme der dorthin zuströ-

Abb. 14: Trickdarstellung des menschlichen Gefühls in seiner Repräsentation im Gehirn (aus Akut n. v. Ditfurth).

menden Informationen entspricht, während Arm, Rumpf und Bein nur grobmaschig reizempfindlich sind und in viel kleineren Bezirken der hinteren Zentralwindung repräsentiert werden".

Starke Anregungen erhielt die Großhirnentfaltung auch durch die Füße nach der Aufrichtung des Körpers in die Senkrechte. Die von ihnen ausgehenden Bewegungs- und Haltungsinformationen, die für das Körpergleichgewicht verantwortlich sind, werden ebenfalls in entsprechend großen Arealen der Großhirnwindungen vertreten. Dies um so notwendiger, als bei der Aufrichtung des Körpers in die Senkrechte sein Schwerpunkt ungünstig über der Drehachse zu liegen kam und somit bei senkrechter Körperhaltung ein sehr unsicheres Gleichgewicht mit der Neigung des Oberkörpers besteht, in die alte Vierbeinerhaltung zu fallen. Dazu kommt noch der Nachteil der sehr kleinen Unterstützungsfläche der Füße im Verhältnis zu dem überaus langen Hebelarm des Gesamtkörpers. Um bei aufrechter Körperhaltung ständig ein ausgleichendes Balancieren zu sichern, müssen von den Füßen pausenlos Informationen zum Gleichgewichtsareal der Großhirnrinde laufen und von dort Sicherheitsmaßnahmen gegen das Umfallen gesteuert werden. In der „Rindenmännchenzeichnung" kommt diese Situation ebenso plastisch zum Ausdruck wie die der Handrepräsentation.

Die Hände blieben jedoch noch in anderer Hinsicht im Mittelpunkt der Menschwerdung. Sie waren es, die nicht nur den Gehirnbau als solchen beeinflußten, sondern auch noch auf andere Art die Entwicklung geistiger Fähigkeiten des werdenden Menschen auslösten. Jetzt traten die Hände, nachdem sie ihrer Aufgabe der Fortbewegung entledigt waren, in das Gesichtsfeld des Vormenschen und wurden nach L o r e n z zum Auslöser, gleichsam zur Brücke für geistige Vorstellungen in dem sich entfaltenden Großhirn. L o r e n z sagt: ... „Bei den Anthropoiden agiert zum ersten Mal die Hand im Gesicht des Tieres, die anderen Tiere vergewissern sich vorher, wohin sie treten oder greifen. Beim Menschenaffen fallen diese Augenblicke zusammen. Durch dieses Agieren passiert etwas Außerordentliches: Es entsteht eine andere Form der Objektivierung dadurch, daß die greifende Hand das ergriffene Ding vor Augen hat und so nähert sich die Eigenschaft des ergriffenen Dinges dem Begriff" ...

In seiner Weiterentwicklung wurde das Gehirn, insbesondere in der Aufgliederung der grauen Rindenschicht, immer komplizierter, verwickelter und mannigfaltiger. Bei der sich bildenden ins einzelne gehenden Zuordnung und Überordnung der einzelnen Gehirnabschnitte zueinander, kommt im Bereich der cortikalen Rezeption der allgemeinen Oberflächen- und Tiefensensibilität nicht nur die bewußte Empfindung zustande, sondern in gewissen Ganglienzellen auch die Aufstapelung der ihnen zugeleiteten Erregungen, wobei wir von Erinnerungsbildern sprechen. Die Erinnerungsbilder des Muskelsinnes, die kinästhetische Zone, fällt dabei mit der motorischen Zone zusammen. Aber auch das sensible Rindenfeld deckt sich großenteils mit dem motorischen. Den einfachen Erinnerungsbildern sind umfassende übergeordnet. So weitet sich das Erinnerungsvermögen beim Menschen

stark aus, und zwar ganz anders als beim Tier, das zwar häufig ein sehr ausgeprägtes Wiedererkennungsvermögen besitzt, aber doch mehr oder weniger in der Gegenwart lebt.

Assoziationsbahnen, die diese verschiedenen höheren Wahrnehmungszentren miteinander verbinden, erheben die Wahrnehmungen zum Begriff. So konnte sich beim Menschen schließlich, bedingt durch dieses Erinnerungsvermögen, eine Begriffssprache ausbilden, während die Affen nur bis zur Zeichensprache gelangt sind. Assoziative Verknüpfungen zwischen den verschiedenen, aus Wahrnehmungen aufgebauten Begriffen, geben endlich die Grundlage für unsere höheren geistigen Verrichtungen ab. Das sich breit ausdehnende Stirnhirn wird zum Schluß „Sammelort für die Formierung der Begriffe und deren Synthetisierung zur geistigen Persönlichkeit" (B i n g). Das ehedem rein instinktmäßige Tun und Handeln der Vormenschen mit ihren angeborenen Verhaltensformen verwandelte sich mit dem Wachstum des Großhirns in bewußtes Handeln. Im übertragenen Sinne der Wörter „Begreifen und Handeln" spiegelt sich gleichsam die Entfaltung unserer geistigen Fähigkeiten im Verhältnis zur Leistung unserer Sinnesgreifhände.

Nach diesen Ausführungen über den anatomischen Ausbau des sich entfaltenden Großhirns als Folge der Horizontalstellung des Kopfes, wobei zweimal die Sinnesgreifhände entscheidend als Schrittmacher in Erscheinung traten, kehren wir wieder zu dem Ablauf der Menschwerdung zurück.

Im Diagramm 1 ist der unterschiedliche zeitliche Ablauf der Menschwerdung mit ihrer immer schneller werdenden Entwicklung, sowie gleichzeitig die Verschiedenheit der Lebensweise von dem im Hakenhandgang sich bewegenden Hominoiden bis zum *Homo Sapiens* dargestellt. Die fast waagerecht verlaufene schwarze Linie, als Verkörperung der Menschwerdung, zeigt, wie zäh, gleichförmig und langsam die Entwicklung fortschreitet. Während fast acht Millionen Jahren einer subhumanen pliozänen Phase änderten sich die Hominoiden in ihrer Lebenshaltung fast gar nicht. Sie verteidigten sich nur mit aufgelesenen künstlichen Nahwaffen, die kaum eine Besserung erfuhren und lebten in hierarchisch geordneten Rudeln. Reine Pflanzenfresser starben aus, die Fleischfresser überlebten. Sie kannten noch kein Feuer, waren Kannibalen und keineswegs schon angehende Menschen.

Warum diese lange Zeitdauer keine nenneswerte Änderung in den Lebensformen der Hominoiden erbrachte, erklärt sich nur daraus, daß sich das Gehirn zur vollständigen Aufrichtung des Körpers in tierischen Grenzen hielt und das nackte Überleben unter dem Schutz von Nahwaffen und in strenger Gesellschaftsordnung, in der das Einzelwesen geborgen war, den Vorrang hatte. Als Raubaffen, die das Töten gelernt hatten, standen die Menschenvorfahren bis in ihre Auffächerung als Australopithecinen körperlich und geistig noch im Niveau der gleichzeitig lebenden Tierwelt.

Bei den fortgeschrittenen Australopithecinen dürften, wie der systematische Gebrauch aufgelesener natürlicher Gegenstände beweist, bereits Spuren von Denken vorhanden gewesen sein. Wenn auch ihre Hirnschädelkapazität mit 500 bis 700 cm^3, in der äußersten Variationsbreite mit 800 cm^3,

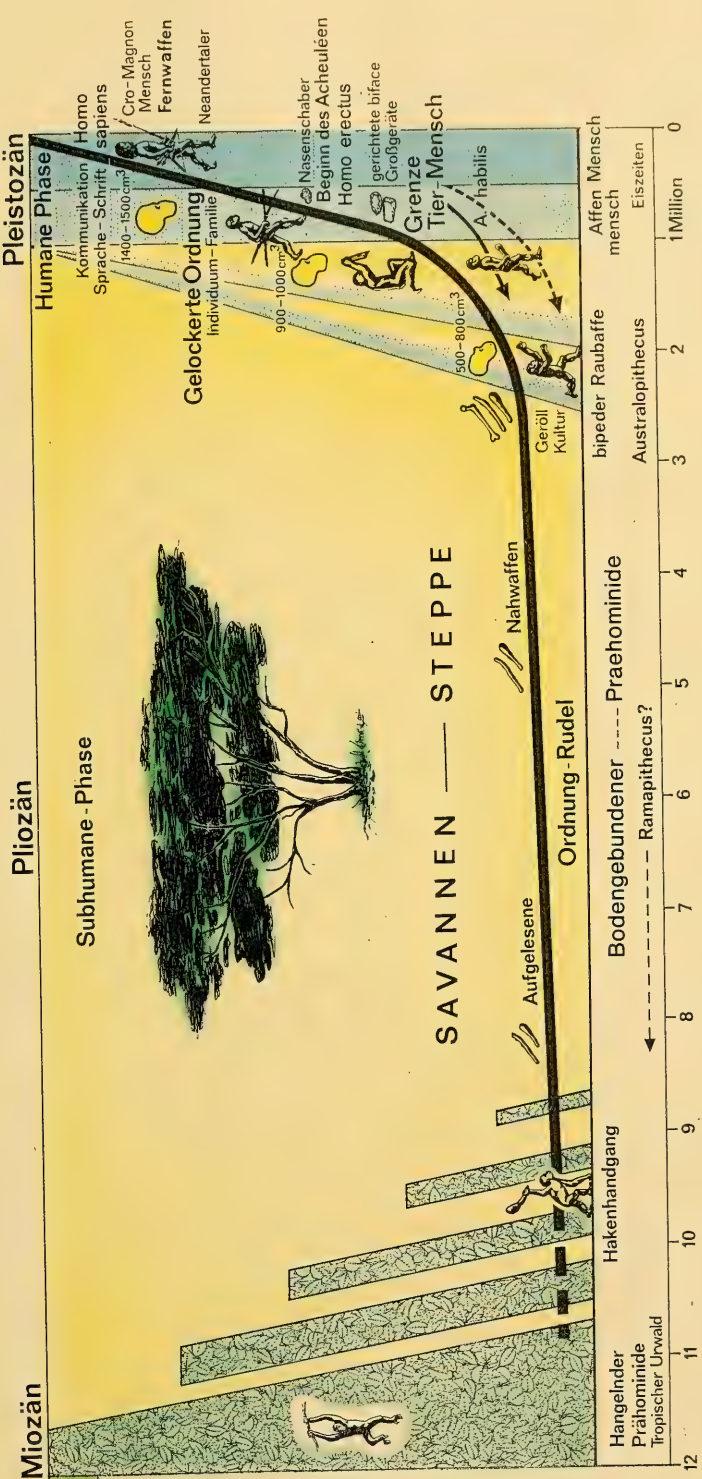


Diagramm 1: Die Beschleunigung der Menschwerdung während des Pliozäns und Pleistozäns.

angegeben wird, so entspricht sie immer noch nur der eines ausgewachsenen Gorillas.

Es wäre jedoch ungenau, wenn man aus ungefähr gleichgroßen Hirnschädelvolumina schließen würde, daß etwa ein Schimpanse und ein *Australopithecus* die gleichen Geistesgaben besessen hätten. Über den Feinbau des Gehirns lassen sich aus Gewicht und Volumen nur beschränkte Schlüsse ziehen. Wichtiger ist die innere Aufgliederung und die Zahl der Großhirnwindungen. Darüber ist uns bei den Südaffen jedoch noch nichts bekannt und reliefartige Knochenvorsprünge an der Innenwand des Hirnschädels können nur ganz grobe Anhaltspunkte geben.

Mit dem Übergang dieser Vormenschenaffen zum *Homo erectus* dürfte im Beginn des Pleistozäns die Grenze der tierischen Intelligenz überschritten worden sein.

Leider fehlen gerade für diese wichtige Entwicklungszeit Fossilfunde, doch hat die Entdeckung des bisher ältesten *Homo erectus*, des *Pithecantropus erectus*, den sicheren Beweis erbracht, daß dieser Frühmensch Verstand besaß.

In unserem Diagramm 1 nimmt mit Beginn des Pleistozäns die schwarze Linie einen steilen Aufstieg, da sich nun infolge der Horizontalstellung des Kopfes und des Wegfalls der hemmenden Kräfte der Nacken- und Kiefernmuskulatur die Entfaltung des Großhirns auszuwirken beginnt. Wann die Schwelle Tier—Mensch überschritten wurde, ist nach bisherigen Forschungsergebnissen nur zu schätzen, dürfte aber in die Zeit zwischen dem Auftreten des *Australopithecus habilis* und *Homo erectus* fallen.

Sollten aber die Schlußfolgerungen R. Leakys aus seinem Fossilfund eines Späthominiden im Pliozän am Rudolfsee durch weitere Funde bestätigt werden, dann müßte die Übergangsschwelle vom Tier zum Menschen um fast eine Million Jahre in das Pliozän zurückdatiert werden. In der Aufsplitterung der Homoniden im Pliozän könnte durch diese neue Entdeckung der menschliche Hauptstamm mit seiner vollendet aufgerichteten Körperhaltung, seiner erstaunlich fortgeschrittenen Schädelform und seiner beträchtlichen Schädelkapazität gefunden worden sein, der sich in seiner Weiterentwicklung, vielleicht sogar unter Umgehung des *Homo erectus* in einem gradlinigen Verlauf bis zum *Homo sapiens* (Cro-Magnon-Mensch) fortsetzte. Aus der weiteren Verzweigung der Hominiden könnte ferner eine Parallelentwicklung einer anderen Vormenschenart über den *Homo erectus* zum Neandertaler stattgefunden haben, der dann in der letzten Eiszeit ausstarb. Schließlich starben die übrigen abgezweigten Varianten, die Australopithecinen, die äußerlich zwar ein menschliches Aussehen hatten und aufrecht gingen, aber die menschliche Gehirnentfaltung nicht besaßen und damit Tiere geblieben waren als Seitenlinien im Anfang des Pleistozäns aus.

In dieser Betrachtung der menschlichen Entwicklung wäre vielleicht bei so unterschiedlichen körperlichen Merkmalen für das gleichzeitige Zusammenleben von Cro-magnon-Menschen und Neandertalern die Erklärung gegeben, daß beide aus einer langen getrennten Entwicklung hervorgingen.

Lassen wir nun für unsere weiteren Betrachtungen diese neuen Hypothe-

sen über die menschliche Entwicklung bis zur endgültigen Klärung aus dem Spiel und stellen wir aufgrund gesicherten Wissens fest, daß der Schädel des Affenmenschen durch die seit Beginn des Pleistozäns einsetzende stürmische Großhirnentfaltung bereits bis zur Hälfte der humanen Phase eine Kapazität von 1000 cm^3 erreichte. Manche Forscher sprechen sogar von einem explosionsartigen Verlauf. Auffallend ist nur die Tatsache, daß trotz dieser plötzlichen Gehirnvergrößerung zunächst die rein menschlichen Qualitäten noch sehr zurücktreten. Im Anfang der Entwicklung des Affenmenschen verlief das Leben weiter eintönig und konservativ, wenn auch seit der Australopithecinenzeit eine gewisse körperliche und geistige Entwicklung bemerkbar ist.

Naturgesetzlich stellt der *Homo erectus* seit etwa 700 000 Jahren einen beträchtlichen Fortschritt dar. Im Vergleich zu den Australopithecinen war er ein vorzüglicher Geher, denn er hatte lange und gerade Beine, während erstere sich zwar als gute Läufer aber weniger als gute Geher auswiesen, denn ihrer Fußstellung nach gingen sie in einer mehr watschelnden Gangart. Vielleicht besaß der Frühmensch bereits Laute zur Verständigung und eine Zeichensprache, ähnlich wie sie die heutigen Buschmänner Afrikas bei ihren Jagden benutzen. Das Feuer hatte er in Kontrolle genommen und konnte sich seiner Macht bedienen. Die Herstellung von Geröllgeräten war nun auch allgemein verbreitet. Der Frühmensch war davon bereits sehr abhängig geworden. Sie veränderten seine Lebensweise ganz allmählich. Allerdings ist von Bedeutung, daß diese Wesen damals noch keine Spezialisten in der Geräteherstellung waren, sondern jeder sein eigener Werkzeugmacher war.

Warum diese Unstimmigkeit zwischen Großhirnentfaltung und Lebensweise so lange erhalten blieb, war bisher immer noch ein Rätsel. Doch dürfte die Erklärung leichter sein, wenn wir uns bemühen, die Entwicklung von den Sinnesgreifhänden her zu verstehen. Wir müssen bedenken, daß mit der Entfaltung des Großhirns zunächst eine reine Volumenvergrößerung einsetzte, der dann erst, als dem Gehirn neue Aufgaben gestellt wurden, durch ständige Anregung die Verfeinerung der grauen Hirnrinde unter Vertiefung von Furchen und Windungen folgte.

Zu den Anregungen aus neuen Aufgaben, die dem Großhirn zuflossen, zählten beispielsweise die unaufhörlichen Kontrollen und Regelungen der Körperbalance beim aufrechten Gehen.

Aber in weit größerem Ausmaß war es die sich ständig verbessernde Leistung der Sinnesgreifhände, die hier wirksam wurde. Als hochwertige Informationsorgane mit ihrer taktilen Gnosis in den Fingerbeeren und mit zunehmender verfeinerter Beweglichkeit der Finger als Ausführungsorgane, prägten sie durch eine „positive Rückwirkung" zwischen Hand und Hirn bestimmte Repräsentationszentren, Umschaltungsstationen, Assoziationsbahnen und den gesamten Denkapparat in der grauen Hirnrinde. Hier bedeutet in der Tat „die Evolution der Hand die Evolution des Gehirns", oder wie G e l d m a c h e r ausführt, „die Fähigkeit" umsichtig mit unseren Händen denken zu können. Sie führte K a n t zu der in ähnlicher Weise bereits

von Aristoteles geäußerten Feststellung „Die Hand ist das äußere Gehirn des Menschen".

Der Homo erectus, die ersten Anzeichen des Verstandes

Vor etwa einer halben Million Jahren trat jetzt während der eigentlichen Menschwerdung, in der sich bereits durch das sich entfaltende Großhirn Verstandestätigkeit regte, eine einschneidende Änderung in der Lebensweise der Frühmenschen ein. Die Eintönigkeit, die das Dasein vom im Hakenhandgang sich bewegenden Vormenschen bis zum Auftreten des *Homo erectus* beherrschte, sollte jetzt endgültig ihr Ende finden. Mit Beginn des abstrakten Denkens (Entstehung von Erinnerungsbildern, Bewußtwerden der eigentlichen Handlungen, Vorausdenken, geistige Verarbeitung der Fingerfertigkeit beim Anpassen an eine bestimmte Gerätetechnik, Anlegen von Vorräten) konnte der Frühmensch vorausgeplante Aufgaben bewältigen. Damit prägte sich allmählich seine bis dahin rein tierisch empfundene Lebensäußerung und Lebenstätigkeit in eine menschliche Bewußtseinssphäre um. Infolge der jetzt einsetzenden positiven Rückwirkung zwischen der Tätigkeit der Sinnesgreifhände und der von ihnen durch neue Aufgaben ausgelösten Anregungen für die Großhirnentfaltung und durch das Zusammenspiel zwischen „äußerem" und „innerem" Gehirn tritt mit dem „geistigen Begreifen" eine ganz neue Lebensweise und ein verändertes Lebensgefühl auf. Dieser Umbruch vollzog sich, verglichen mit der so zäh und konservativ verlaufenden vormenschlichen Zeit verhältnismäßig schnell und erregend. Den Beweis liefert uns eine völlige Stiländerung der bis dahin benützten, nur angeschlagenen Geröllgeräte, die von K o e n i g s w a l d Fausthaken genannt wurden. Diese wurden von jetzt an durch ringsum, wenn auch grob bearbeitete Steingeräte abgelöst, die sicher erkennbar von den zu dieser Zeit lebenden Frühmenschen hergestellt und benützt wurden. Aus den neuen Formen und der damit veränderten Anwendungsweise läßt sich ablesen, welchem Zweck sie dienten und wie von jetzt an die ganze Lebensweise des *Homo erectus* auf eine neue Grundlage gestellt wurde, die eine bessere Bewältigung seines Daseins erbrachte.

Der Beginn des Acheuléen

In der nun anbrechenden Zeit, die heute allgemein unter Zusammenfassung verschiedener Varianten als das Acheuléen bezeichnet wird, ragen unter der neuen Geräteausstattung, die bereits auch kleinere Formen aufweist, die für die Zukunft auf die Möglichkeit besonderer Spezialisierung hinweisen, gleichsam als Leitformen zwei auffallende Geräte heraus.

Es sind die großen schweren Spalter (cleavers), die entfernt unseren Äxten ähneln, und die dazu gehörenden gewaltigen, plumpen, mandel- bis bir-

nenförmigen Fäustel, von denen Stücke bis zu einem halben Meter Länge gefunden wurden. Man hat sie in Afrika in großen Mengen entdeckt, wie z. B. in Flußbetten bei Isimila (Tansania) (Abb. 15), Oylorgesailie (Kenia) und Nsongezi (Uganda). Auch in Europa konnten aus ungestörten Fundstätten in Torralba in Spanien ähnliche Formen geborgen werden, wo sie mit Fossilien von Großtieren, darunter Altelefanten und mit Holzkohlenresten vereint lagen, so daß man diese Funde für wichtige Schlußfolgerungen auf die Lebensweise der Frühmenschen auswerten konnte.

Auf den ersten Blick scheinen diese gewaltigen Steingeräte im Widerspruch zu den kleinen Händen der knapp 1,50 cm großen, pygmäenartigen Wesen, die sie bedienten, zu stehen. Aber eines läßt sich von vorneherein sagen, daß diese Großgeräte nur von zwei Händen geführt worden sein konnten.

Bei genauer Betrachtung der Spalter ist der Vergleich mit einer modernen Axt nur ein oberflächlicher. Sie entsprechen eher Fallbeilen mit der Wirkung einer Guillotine. Die scharf zugeschlagene breite Schneide verläuft nicht flach-bogenförmig senkrecht zur Achse, sondern mehr oder minder schräg, so daß sie gleichzeitig sich zum Stanzen und Schneiden eignet. Am gegenüberliegenden Ende, das sich seitlich verjüngt und von vorn und hinten keilförmig verbreitert, fehlen die vier scharfen Seitenkanten, sowie die Kanten der ebenen Abschlußfläche einer modernen Axt. Statt dessen ist der oberste Abschnitt des Spalters entweder halbkugelig verstumpft oder nach einer Seite halbdachförmig abgeschrägt. Die Seitenkanten des Gerätes sind durch grobe Abschläge in ihrer ganzen Länge von beiden Seiten her dachartig zugerichtet. Auf diese Weise entsteht eine Art von First, der bis zu den beiden Enden der Schneide verläuft. In dieser Form konnten die „Handguillotinen" kaum in einem doppelten Zangengriff gehalten worden sein. Ihre Handhabung dürfte dagegen in der Weise erfolgt sein, daß beide Daumen parallel nebeneinander auf das verstumpfte bzw. abgeschrägte Ende von oben aufgelegt wurden, während die übrigen Finger von der anderen Seite her die glatte vordere Fläche umfaßten. In dieser Haltung schmiegen sich die firstartigen Seitenkanten sehr genau in den Winkel zwischen Mittelhand und Grundglieder der Finger, wodurch Verletzungen beim Zuschla-

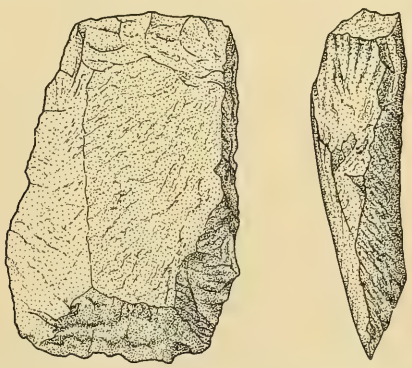


Abb. 15: Zweischneid-Spalter aus dem frühen Acheuléen aus Mylonit, Fundstelle Ismila, wurde mit beiden Händen zum Zerlegen großer Tiere verwandt.

gen ausgeschaltet waren (Abb. 16). Mit dieser idealen Handstellung an den „Handguillotinen“ konnte durch den Druck der Daumen von oben und der übrigen Finger von vorne unter bester Ausnützung des Fingerspitzengefühls ein gezielter Schlag und Schnitt zugleich zur Zerstückelung großer Tiere erreicht werden.

Die zweite Leitform der Geräte des Frühacheuléen, die allseits zugerichteten mandel- bis birnenförmigen gewaltigen Fäustel waren Universalgeräte, die ebenfalls nur mit beiden Händen bedient werden konnten.

Gegenüber den noch mehr kugelförmigen Oldowaihackmessern lag der grundlegende Fortschritt bei der Fertigung dieser neuen Geräte darin, daß von vornherein das Kernstück mehr längs-oval zugerichtet wurde. Auf diese Weise ließen sich an beiden Seiten Schneidekanten herrichten, sowie das eine Ende zum Zerstampfen breit abrunden und das andere Ende zu einer Spitzhacke formen. Außerdem konnten die geglätteten Breitseiten noch andere Aufgaben erfüllen.

Diese Allzweckgeräte dürften sich vorzüglich mit den Enden zum Aufschlagen von Knochen zur Markgewinnung, Einschlagen der Schädeldecke zur Gehirnentnahme, als Spitzhacke zum Ausgraben von Wurzeln und Knollen, mit den scharfen Längskanten zum Abziehen und Zerlegen von Wild und schließlich mit den Breitseiten zum Mürbeklopfen von Fleisch, Zerquetschen und Zerbröseln von Nußkernen, Samen und dergl. mehr gedient haben.

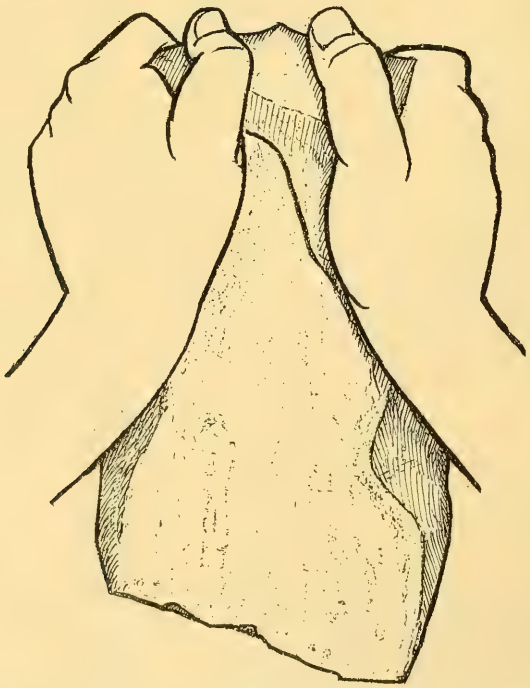


Abb. 16: Zweischneid-Spalter aus dem frühen Acheuléen mit abgestumpfter Oberkante zum Auflegen der Daumen, dachförmig angespitzte obere Seitenkante zum Einlegen in die Handbeugen, schräg verlaufende angeschärfte untere Schnittkante (25 : 12 : 5 cm).

Was für Hände waren es aber, die diese seltsamen großen und schweren „Handguillotinen" und „Universalfäustel" bedienten, welche so gar nicht recht in unsere heutigen Hände passen wollen? Man wird wohl kaum fehlgehen, sich vorzustellen, daß die damaligen Frühmenschen noch „Primatenhände" besaßen. Die ihrer Größe entsprechenden kleinen „Primitivhände" müssen die Hominiden, die sie vorher als Hangler aus Zweckmäßigkeitsgründen erworben hatten, während der ganzen vormenschlichen Zeit des Pliozäns, ja sogar die Frühmenschen noch während der ersten Hälfte des Pleistozäns beibehalten haben. Dies bedeutete für sie ja keine wesentlichen Nachteile, denn wie K o r t l a n d an freilebenden Schimpansen gezeigt hat, können diese Tiere mit angelegten Daumen Stöcke halten und sehr kräftig und zielsicher auf ihre Todfeinde, die Leoparden, einschlagen.

Welches waren aber die Ursachen, die den *Homo erectus* zu dieser umwälzenden Wende der Gerätetechnik geführt haben? Mit zunehmendem Verstand hatten sich nämlich inzwischen bei den Frühmenschen ganz andere Jagdgepflogenheiten und auch eine andere Ernährungsweise eingestellt. Da sie bereits das Feuer kannten, konnten sie Fleischstücke braten, was ihrer Verdauung dienlicher war, und auch Vorratsmengen anlegen. Sie waren jetzt nicht mehr darauf angewiesen, pausenlos tagaus tagein als fast reine Fleischesser durch Kleintiere ihren Eiweißbedarf zu decken, sozusagen von der Hand in den Mund zu leben. Dank ihrer Intelligenz wagten sie sich jetzt an Großtiere bis zum Elefanten heran. Durch diese Umstellung auf derartig große Beutestücke konnten sie ihre Nahrung viel wirksamer beschaffen und dadurch mehr Zeit für sich selbst und ihre kulturellen Bedürfnisse finden. Durch Brandfackeln und Rauchschwaden trieben sie das Großwild in Fanggruben oder Moorlachen, oder jagten es in Abgründe. Mit ihren Spaltern zerlegten sie die Beute an Ort und Stelle und brieten und verspeisten das Fleisch auf ihren nahegelegenen Wohnplätzen. Einen sicheren Beleg hierfür liefern uns z. B. die Ergebnisse einer Ausgrabungsstätte aus der Zeit vor 300 000 Jahren im Ambronatal in Zentralspanien, die von H o w e l l geleitet wird.

Mit fortschreitender Entwicklung der Frühmenschen mischten sich zu den Großgeräten des Acheuléen sog. Schaber, die an einer Spitze oder einer Seitenkante eines verarbeitenden Steines zapfenförmige Vorsprünge aufweisen und die von R u s t als Nasenschaber oder Querschaber bezeichnet wurden. R u s t hat solche Gebilde im Gebiet des *Homo heidelbergensis* und auch an anderen Stellen gefunden und er schreibt darüber: ... „Wir haben derartige altertümlich wirkende und vom konventionellen Typenschema abweichende Artefakte unter der Bezeichnung ‚Heidelberger Kultur' zusammengefaßt. Als Hauptformen zeichnen sich die ‚Nasen und Querschaber' ab. Diese mit nur kurzen Arbeitskanten versehenen Werkzeuge sind an den Greifpartien in immer regelmäßiger Anordnung mit verstumpften Kerben versehen. Die verstumpften Kerben sind ein artifizieller Bestimmungsfaktor erster Ordnung! Diese Werkzeuge sind der Hand durch Zurichtung individuell angepaßt worden. Sie können am besten bei spinnenbeinartiger Spreizung der Finger im ‚Primitiv- oder Spreizgriff' gefaßt werden (Abb. 17).

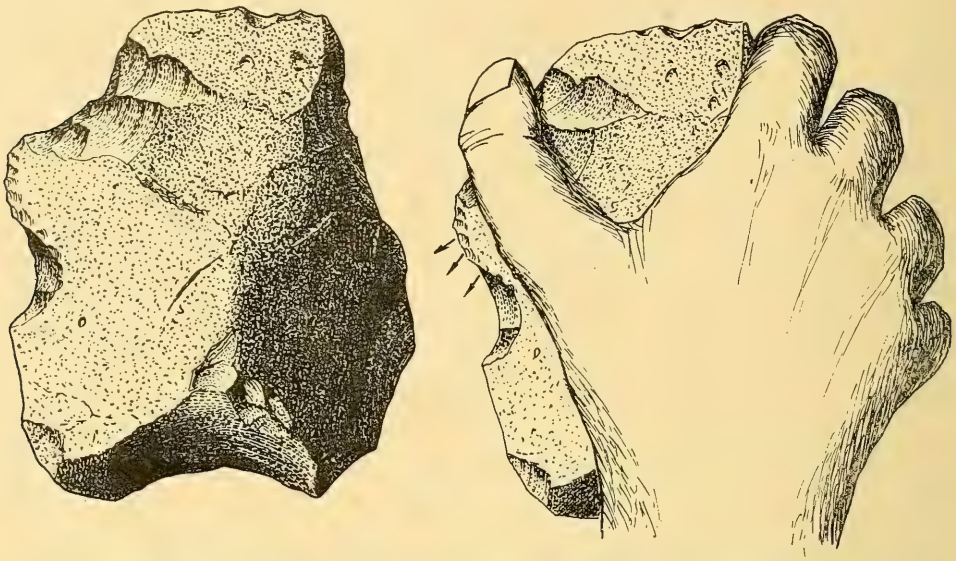


Abb. 17: „Nasenstein“ eines Frühmenschen aus dem Acheuléen mit Zugriff durch Primitivhand (n. R u s t).

Oftmals wenden Kleinkinder noch heute diesen Griff an“. Damit dürfte R u s t noch einmal dargelegt haben, daß noch zu jener Zeit Steingeräte mit „Primitivhänden“ bedient wurden. Die muldenartigen, angeschärften Steinkanten könnten wohl zum Entrinden, Glätten und Anspitzen von Ästen benutzt worden sein.

Es war eben jene Zeit angebrochen, in der die Affenhand den opponierbaren Daumen ausbildete. Gerade der Umgang mit Rundhölzern war ideal dazu geeignet den Daumen den übrigen Fingern gegenüberzustellen. Mit der Bearbeitung von Ästen zu Keulen, Stoßlanzen oder dergleichen, wozu sich die Nasenschaber vorzüglich gebrauchen ließen, und durch die Hantierungen an Rundhölzern, dürften die äffischen Primitivhände des *Homo erectus* endgültig verschwunden sein. Der Grob- und Spreizgriff der Hände, ergänzt durch den Feingriff, vollendete die Sinnesgreifhände mit ihrer taktilen Gnosis der Fingerbeeren und ihrer vielseitigen Fingerfertigkeit endgültig zu jenem „Handwunder“, wie es nur der Mensch besitzt. Erst aus dem sinnvollen Zusammenspiel der Beweglichkeit der Finger mit dem gegenüberstellbaren Daumen und dem Fingerspitzengefühl konnten die für die menschliche Hand typischen, von z u r V e r t h aufgestellten Greifformen funktionell ausgenutzt werden. Diese Greifformen als Grob-, Fein-, Schlüssel- oder Drehgriff, auf denen die hervorragende Leistung der Sinnesgreifhände aufgebaut ist, wirken aber nur dann sinnvoll, wenn Gefühl und Bewegung stets übereinstimmend arbeiten und der Hand funktionelle Einheit geben.

Das fortgeschrittene Acheuléen

Das Acheuléen mit seiner groben Steinindustrie reichte von rund 700 000 bis etwa 75 000 Jahre vor unserer Zeitrechnung. Der *Homo erectus* konnte bis vor etwa 300 000 Jahren nachgewiesen werden. Seine Großhirnentwicklung war aber schon so weit fortgeschritten, daß die Frühmenschen mit ihren klassischen Vertretern, dem *Pithecantropus erectus,* dem *Sinanthropus pekinensis* und dem Heidelberger Menschen im Besitz geistiger Fähigkeiten waren und sich bereits die allerersten Anzeichen von Kultur vorfanden. Sie hausten in Höhlen. Brandspuren beweisen, daß sie das Feuer kannten. Steingeräte für deutlichen Gebrauch konnten aus ihren Nachlässen geborgen werden.

Aber mit 300 000 Jahren bricht der Nachweis von Fossilfunden des *Homo erectus* ab. Wir sind für einen Zeitabschnitt von rund 200 000 Jahren fast nur auf Artefaktfunde angewiesen. Nur zwei berühmte Schädelfossilien aus der Zeit vor etwa 250 000 Jahren, der Mensch von Swanscombe aus England und der Steinheimmensch aus Deutschland, deren geologisches Alter sorgfältig errechnet wurde, beweisen uns die rasch fortschreitende Entfaltung des Großhirns. Ihre Hirnschädelkapazitäten werden mit 1100 cm^3 angegeben. Auffällig ist bei diesen Schädelfunden die Tatsache, daß sich das Hinterhaupt dieser Altmenschen schneller entwickelte als der Gesichtsschädel. So nähern sich ihre Hinterköpfe bereits denen des *Homo sapiens,* während der Gesichtsschädel des Steinheimmenschen sich mit seiner flachen Stirn und den starken Überaugenwülsten nur wenig vom *Homo erectus* unterscheidet.

Erst gegen Ende der langen Acheuléenepoche werden die Steinerzeugnisse feiner und vielfältiger an Spezialformen, was dann rasch zum Höhepunkt der Steinzeitkultur vom Moustérien bis zum Magdalénien führte.

Bereits beim Übergang zur mittleren Altsteinzeit war inzwischen eine andere Menschenform in Erscheinung getreten, der Neandertaler. Mit ihm war die letzte Vorstufe des *Homo sapiens* erreicht. Jene Menschen, die damals auf den Plan traten, mußten bereits die geistigen Fähigkeiten besitzen, mit Voraussicht die richtigen schlagbaren Rohsteine auszusuchen und bei ihrem Anblick sich das zu schaffende Gerät vorzustellen, um es dann mit ihren jetzt vollendeten Sinnesgreifhänden in der gewünschten Form zu fertigen und auf Vorrat zu legen.

Spuren des Neandertalers finden sich rings um das Mittelmeer, in Europa, Asien und Nordafrika, in der Zeit von 150 000 Jahren bis vor etwa 35 000 Jahren. Eine letzte Nachricht durch G a d s c h i j e w meldet sein Vorkommen in Aserbeidschan vor 250 000 Jahren. Man nimmt an, daß es sich bei dem Neandertaler um einen Seitenast der menschlichen Entwicklung handelte, der am Ende der Würmeiszeit ausstarb. Noch zu seinen Lebzeiten wurde er vom Cromagnon-Menschen, der aus dem Osten nach Europa einsickerte, abgelöst und dessen Kultur von rund 35 000 Jahren bis etwa 10 000

Jahren dauerte. Beide Menschenformen besaßen bereits eine Hirnschädelkapazität von 1300 bis 1400 cm^3.

Fragen wir uns nach den Ursachen der langen Acheuléenzeit mit ihrer groben Abschlagtechnik, so kann die Antwort nur lauten, daß der *Homo erectus* im Anfang dieser Zeit noch Primitivhände besessen haben muß, die beim Abklingen des Acheuléen sich ganz allmählich in die heutigen menschlichen Hände mit verlängertem und gegenüberstellbarem Daumen verwandelten. Erst mit Ergänzung des Grobgriffes durch den Feingriff (und Drehgriff) vollendete sich gegen Ende des Acheuléens das Wunderwerk der Sinnesgreifhände. Damit waren auch die Voraussetzungen einer beschleunigten Entwicklung der menschlichen Kultur zu einem Höhepunkt in der späten Altsteinzeit geschaffen. So standen denn auch in der Endphase der menschlichen Entwicklung die Sinnesgreifhände als Schrittmacher im Mittelpunkt des Wechselspiels zwischen der sich vervollkommenden Handfertigkeit und dem durch anregende positive Rückwirkung sich entfaltenden Großhirn mit seinen geistigen Funktionen.

Die Steinschlagtechnik des Abbevillien mit Absprengung größerer Steinkanten von der Oberfläche des Rohstücks mittels grober Steinbrocken und später kleinerer Steinkanten durch Knochen- und Hornhämmer wurde in dem jüngsten Abschnitt der Altsteinzeit durch neue Verfahren der „Drucktechnik" mit Abpressen feiner Steinsplitter mittels spitzer Werkzeuge erweitert. Von jetzt an waren mit Hilfe des Fein- und Drehgriffes die Steinerzeugnisse durch kleinere Retuschen an den Schnitt- und Arbeitskanten wesentlich vielseitiger, formgerechter und schärfer.

Vergleichen wir nochmals die Steinerzeugnisse des Frühmenschen aus dem Abbevillien mit der vollendeten Steinzeitkultur des Cromagnon-Menschen, so konnten nach Solecki die Leistungen des *Homo erectus* je Pfund Steinmaterial etwa 5 bis 20 cm Schnittkante, beim Neandertaler bereits die fünffache Menge und schließlich mit der vollendeten Technik der langen und dünnen Klingen des Cromagnon-Menschen sogar 12 Meter Schnittkante herausarbeiten. Gleichzeitig waren bei den rohbehauenen Steinerzeugnissen des Frühmenschen etwa 25 Schläge in einem Arbeitsgang erforderlich, während für die vollendeten Steinwerkzeuge im oberen Paläolithicum mit seiner komplizierten Technik bis zu 9 Arbeitsgänge und etwa 250 Schläge bzw. Abdrücke notwendig waren. Durch eine erhebliche Ersparung des Steinmaterials waren die Cromagnon-Menschen zur Herstellung ihrer Steingeräte auch nicht mehr an das bodenständige Vorkommen von Steinmaterial gebunden, sondern konnten Feuersteinknollen zur Weiterbearbeitung mit sich führen.

Als Jäger und Sammler waren die Neandertaler während der Eiszeit noch immer mit dem kosmischen Geschehen innig verbunden und ihm unmittelbar ausgesetzt. Während gleichzeitig die Tiere alle kosmischen Einflüsse passiv über sich ergehen lassen mußten, lernten die Spätmenschen aber Dank der Ausreifung ihrer Sinnesgreifhände und mit zunehmendem Verstand Unbilden und Wechselfälle des Naturgeschehens bewußt zu trotzen und zu überwinden. Angewiesen und eingestellt auf hochwertige Eiweiß-

nahrung, die der *Homo erectus* seit Beginn der humanen Phase des Pleistozäns aus der Beute seiner Großtiertreibjagden bezog, mußte sich der Neandertaler, wenn er dem sich abkühlenden Klima nicht ausweichen wollte, den veränderten Umweltverhältnissen und den neuen Verhaltensformen der Großtiere mit ihren kontinentalen Wanderungen bis in die weiten Ebenen am Rande des Eises, wo sie sich in großen Mengen versammelten, anpassen.

Dies war den Eiszeitmenschen aber nur möglich, wenn sie Dank ihrer Fingerfertigkeit und ihres Fingerspitzengefühls, insbesondere seit Erwerb des Feingriffes durch Erfindung neuer Spezialformen wie Kratzer, Bohrer, Nadeln usw. aus Flint, Knochen und Horn Fellbekleidung zum Schutz vor Kälte herstellen konnten. Gleichzeitig mußten sie, um ihren Jagdgepflogenheiten treu bleiben zu können, ihren Beutetieren (Mammut, Ren, Hirsch usw.) auf den Fersen folgen und transportable Behausungen aus Fell mit sich führen, die in den fast baumlosen Tundren Höhlen und schützende Wälder ersetzten und in denen sie außer der Nahrungszubereitung die notwendige Wärme finden konnten. Ihre, in einer Rückkoppelung durch die Greifhand während des Pliozäns erzwungene Zweibeinigkeit erlaubte ihnen mit ihren kräftigen federnden Schreitbeinen lange Wanderungen durchzuführen und dabei auch auf Schultern und Kopf schwerste Lasten zu tragen. Hierzu kam mit dem raschen Fortschreiten der Menschwerdung auch noch ein bewußtes kalendarisches Zeitempfinden, das sich seit Urzeiten durch Beobachtung gesetzmäßiger kosmischer Naturverhältnisse (Tag und Nacht, Sommer und Winter, Sonnenwenden, Mondphasen, Ebbe und Flut) eingestellt hatte, so daß sie den Zeitpunkt ihres Jagdaufbruches vorausbestimmen und notwendige Planungen für die Jagdausrüstung vorbereiten konnten.

Hatten nun die Menschen der Mittelsteinzeit nach Vollendung ihrer Sinnesgreifhände durch die Oppositionsstellung der Daumen dank ihrer Kulturerzeugnisse materiell und geistig eine viel höhere Lebensstufe als der *Homo erectus* erreicht, so steht dieser Fortschritt doch ganz im Schatten eines gleichzeitig sich vollziehenden Ereignisses von so überragender Bedeutung, daß die Stellung des Menschen gegenüber allen Lebewesen noch in anderer Hinsicht umstürzend beeinflußt werden sollte.

Von jetzt an tauchen in den Hinterlassenschaften des Neandertalers als auffallende Neuheiten in großen Mengen sorgfältig hergestellte Pfeil- und Lanzenspitzen auf. Dies ist ein untrüglicher Beweis dafür, daß während der Eiszeiten ganz neue Waffen in Anwendung kamen und zwar Fernwaffen als die künftigen Hauptwaffen. Daß auch bereits die Frühmenschen durch Verbindung von Holz, Knochen und bearbeitetem Feuerstein immer bessere Nahwaffen, wie Keulen mit eingefügten Steinsplittern, Hämmer, Beile und mit Griff versehene Messer und Dolche herstellten, dürfte wohl außer Zweifel stehen. Auch daß von den Frühmenschen wahlweise Stein- oder Keulenwürfe zur Verteidigung und zum Angriff angewendet wurden, läßt diese Geräte aber noch nicht in die Gruppe der Fernwaffen einordnen.

Mit den neuen Fernwaffen (Bola, Bumerang, Schleuder, insbesondere

Wurfspeer, Pfeil und Bogen), die den Tod auf Entfernung ohne Gefahr für den Jäger brachten, wurde etwas ganz Neues in die damalige Lebewelt eingeführt. Mit der Erfindung und systematischen Anwendung der Fernwaffen, die nur dem zuletzt erworbenen Feingriff der Sinnesgreifhände zu verdanken war, brach für den Menschen eine ganz neue Zeit an. Jetzt stand er nicht mehr auf der gleichen Stufe mit der Tierwelt wie der Vormensch, sondern er erhob sich im Besitz der Fernwaffe über alle anderen Lebewesen. Von nun an beherrschte er als passionierter Jäger seine Umwelt und konnte sein Leben und seine Bedürfnisse nach eigenem Willen gestalten. Jetzt konnte er, ohne dabei sein Leben aufs Spiel zu setzen, sogar allein auf Jagd gehen. Wie A r d r e y sich ausdrückt „brauchten sie einander nicht mehr, weder für den Erfolg, wenn sie auf Jagd gingen, noch als Schutz, wenn sie gejagt wurden". Die Horde mit ihrer strengen Ordnung war nicht mehr unersetzlich, sie wandelte sich. Die Zeit der Aufgliederung in kleinere Verbände, Sippen, Familien und Einzelwesen hatte begonnen. Von jetzt an stand die Familie, wie sie für uns ein Begriff ist, im Mittelpunkt der Gesellschaftsordnung. In der Horde waren die weiblichen Wesen Allgemeingut für den Stärksten gewesen, jetzt hingegen konnte der Mensch Frau und Kinder unabhängig von einer Horde erhalten. Von nun an entwickelte sich, auch wenn diese Wesen zwar noch in größeren lockeren Gruppen zusammenlebten, eine völlig neue gesellschaftliche Verhaltensform mit Aufteilung in einzelne Arbeitsgebiete. Jetzt konnte nach A r d r e y " die natürliche Auslese die Vielfalt und soziale Gruppen mit einer Struktur der Unordnung begünstigen. Mittelmaß und Konformität waren nicht mehr die obersten Tugenden". A r d r e y geht sogar soweit zu behaupten, „daß erst mit Erfindung von Pfeil und Bogen das Individuum von der strengen sozialen Ordnung der kooperativen Jagdbande befreit wurde." In der Menschheitsgeschichte habe erst die Fernwaffe, deren Bedeutung er mit der Erfindung von Atomwaffen für den Menschen von heute vergleicht, die Entstehung des Individuums ermöglicht. Das uralte Gefängnis der Konformität wurde gesprengt. Mit der Schaffung eines neuen Gesellschaftsvertrages war die Menschheit bereit zum großen Aufbruch.

Dieser Anschauung A r d r e y s stimmen wir nur bedingt zu. Seiner Erklärung, daß nur die Herstellung von Pfeil und Bogen als alleinige Ursache diese gesellschaftliche Umstellung ermöglichte, pflichten wir nicht bei. Nicht die Erfindung von Pfeil und Bogen brachte den gesellschaftlichen Umsturz, sondern die weitere Vervollkommnung der Sinnesgreifhände mit ihren Anreizen auf das Großhirn, wodurch sich Hand und Hirn als „äußeres und inneres Gehirn" zu einer Einheit verbanden, die den Fortschritt in der Menschwerdung brachten. Die Zeit war reif für die Erfindung von Fernwaffen. Die Anwendung von Fernwaffen im allgemeinen fußt auf bestimmten Voraussetzungen, die erst ganz allmählich erarbeitet werden mußten. Die Erfindung und Handhabung jeder Fernwaffe ist ein sehr umfassender Vorgang, der einen erheblichen geistigen und körperlichen Aufwand voraussetzte. Im Mittelpunkt steht immer wieder die Sinnesgreifhand in ihrem Zusammenspiel mit der Großhirntätigkeit. Durch die Gegenüberstellung

der Daumen hatten die Sinnesgreifhände mit dem Feingriff das endgültige menschliche Maß erreicht.

Greifen wir zur Betrachtung einer Fernwaffenführung beispielsweise einen jagenden Bogenschützen heraus, so stellt schon der erste Akt des Jagdvorhabens, das Wild auszumachen, eine auf Erfahrung aufgebaute geistige Aufgabe dar, um im zweiten Akt aus einem gesicherten Hinterhalt den Pfeilschuß anzubringen. Mit Erfassung der jeweiligen Situation ergreift die eine Hand mittels des Grobgriffes den Bogen und spannt in einem Feingriff zwischen dem hakenförmig gebogenen Zeige- und Mittelfinger die Sehne, wobei das Pfeilende zwischen beiden zu liegen kommt. Beim Spannen der Sehne wird mit dem räumlichen Gefühl der Fingerbeeren der ganze Körper bis zum Fuß in den Schußvorgang miteinbezogen und die Schubkraft der Arm- und Schultermuskeln durch das feine Fingerspitzengefühl, unter Einbeziehung des stereoskopischen Sehens und der Tiefensensibilität so genau abgewogen, daß der Pfeil auch sicher ins Ziel trifft (Abb. 18). Besser als viele Worte zeigt uns diesen verwickelten Vorgang die klassische unübertreffliche Darstellung eines Bogenschützen im Augenblick der stärksten Bogenspannung aus der Zeit der ostspanischen Levantekunst in der Valltortaschlucht in Spanien. Körper, Pfeil und Bogen sind förmlich zu einer Einheit verschmolzen. Die übertrieben kräftig gezeichneten gebogenen Beine verkrallen sich wie Bagger in den Erdboden, durch Breitstand wird der Schwerpunkt des Körpers bodenwärts verlagert und der lange, keilförmige, sich nach unten verjüngende Oberkörper sitzt wie eine gespannte Feder auf dem Becken auf. Arm und Schulter in verstärkter Darstellung deuten die Schubkraft im Augenblick des Abschusses an. Z o t z sagte darüber: „Es stellt nicht nur einen Bogenschützen dar, sondern es ist der Schuß katexochen".

Später gesellte sich noch als Jagdgebrauch die Verwendung von Pfeilgift hinzu, die Einzeljägern und kleinen Gruppen das Erlegen von Großwild erleichterte. Auf spanischen Felsmalereien wurde die Zeichnung eines Beu-

Abb. 18: Berühmter Bogenschütze aus Cueva del Civil in der Valltortaschlucht (Ostspanien, ostspanische Levantekunst)

tels, der möglicherweise Spinnengift enthält, dargestellt und die berühmten Bisondarstellungen von Altamira in Nordspanien, die man für gebärende Bisonkühe gehalten hat, dürften nach unserer Meinung Lähmungserscheinungen durch Pfeilgift darstellen. Nach einem Bericht von Brunlinger benutzen noch heute die letzten Überlebenden der primitiven Buschmänner, gewissermaßen Relikte der Steinzeit, in der südafrikanischen Kalahariwüste für ihre Jagden auf Großwild Pfeilgift, das sie aus sehr giftigen Käferlarven gewinnen. Sie tragen die lebenden Larven stets bei sich, um das Gift erst bei Gebrauch durch Zermalmen der Larven, vermengt mit klebrigem Aloesaft, zuzubereiten. Während ihrer tagelangen Hetzjagden, bei denen sie aus rituellen Gründen keinerlei Nahrung zu sich nehmen, wird das Wild neben Beschuß mit Pfeilgift gleichzeitig noch durch gezielte Würfe mit Knüppeln gegen die hochempfindlichen Lefzen geschwächt. Auch das Zerlegen ihrer Beute mit primitiven Stein- und Knochengeräten und ihr Abtransport geben uns eine vortreffliche Vorstellung von den gleichen Gepflogenheiten, wie sie wohl bereits die Steinzeitjäger ausgeführt haben dürften.

Mit der Erfindung und dem Umgang von Fernwaffen kam auch die Entwicklung von Nahwaffen nicht zu kurz. Auch waren die damaligen Menschen Kannibalen und mußten einem plötzlich auftauchenden Gegner gewachsen sein. Erstaunlicherweise kannten sie bereits die waffenlose Selbstverteidigung, die heute unter dem Namen Jiu-Jitsu allgemein bekannt ist, und bei dem der Gebrauch der Hände die wesentlichste Rolle spielt. Für einen geübten Kämpfer bedeuten sie die beste Nahwaffe.

Wieder soll das Bild einer derartigen Nahkampfszene den überzeugenden Beweis von ihrer Wirkung erbringen. Die bildliche Darstellung (Abb. 19) stammt aus etwas späterer Zeit (Jungsteinzeit) als der eben beschriebene Bogenschütze, und wurde von Frobenius in Rhotert in der Wüste Sahara in einer Höhle des Wadi Sora mitten unter anderen Felsmalereien entdeckt, aber nicht gedeutet. Einem Kenner einer derartigen Situation ist ihr Sinn auf den ersten Blick verständlich, als ein gnadenloser Zweikampf oh-

Abb. 19: Felszeichnung einer Selbstverteidigung aus der lybischen Wüste (n. Frobenius in Rhotert); deutlicher Zusammenhang mit der ostspanischen Levantekunst.

ne Waffen, wobei hier Judo und Karate miteinander verknüpft sind. Die Darstellung wurde von O. Hennig gedeutet und beschrieben: „Eine schlanke, grazile Gestalt führt einen wuchtigen gezielten Hieb mit der Handkante des linken ausgestreckten Armes gegen die Schädelbasis eines ihr an Kraft und Massigkeit überlegenen Gegners. Unter gleichzeitigem Beinstellen durch Vorstrecken des linken Beines sackt die athletische Gestalt, vielleicht tödlich getroffen, zusammen. Durch Ausweichen mit dem Kopf und mit eingewinkeltem Arm versuchte der Getroffene noch eine schwache Parade, doch sie kommt zu spät, und rein reflexartig streckt er den rechten Arm aus, um den Sturz aufzufangen. In eleganter Weise wird von dem Künstler ausgeführt, wie die angreifende Person, um ihr Gleichgewicht auszubalancieren, ihren eigenen Schwerpunkt verschiebt. Auch die Grundidee des Jiu-Jitsu, die darin besteht, einem in dieser Kampfweise geübten Menschen die Möglichkeit zu geben, selbst einen an Größe und Kraft überlegenen Gegner zu Boden zu schlagen und unschädlich zu machen, hat der Künstler in geradezu klassischer Weise dargestellt."

Diese Allkampfszene befindet sich als „Miniaturmalerei" im Mittelpunkt einer Gruppe wilder Bogenschützen in den verschiedensten Stellungen. Da noch weitere Darstellungen von waffenloser Nahverteidigung sich vorfinden, könnte hier der Gedanke auftauchen, daß es sich um Lehrbilder handelt und die angeführte Szene als äußerste Form der Selbstverteidigung bewußt äußersten Fernwaffenanwendungen gegenübergestellt wurde.

Hatte die Vollendung der Sinnesgreifhände mit ihrem Feingriff und damit die Erfindung von Fernwaffen seit der Altsteinzeit für den Menschen eine ganz neue Zeit heraufbeschworen, die sein gesellschaftliches Verhalten völlig änderte, indem sie das geordnete Hordenleben wandelte und die Ausbildung der Einzelpersönlichkeit gestattete, so fehlte als Schlußakt noch eine dritte, sehr entscheidende Voraussetzung zum *Homo sapiens*, das Mitteilungsvermögen. Gerade in seinem neuen sozialen Verhalten bedurfte der Mensch der Nachrichten, die ihm gestatteten, Erfahrungen auszutauschen, gemeinsame Pläne durchzuführen und Wissen zu speichern. Die Aufgabe eines gegenseitigen Gedankenaustausches stellt ja auch eines der wichtigsten Urprobleme der Menschheit dar, die in der Entwicklung von Sprache und Schrift ihre Lösung fanden.

Aschoff, der sich in neuerer Zeit mit der Entstehung von Sprache und Schrift beschäftigt hat, schreibt darüber: ... „Der entscheidende Schritt vorwärts geschah, als der Mensch begann, einzelne Laute voneinander abzugliedern und zueinander in Beziehung zu setzen, so daß sich aus ihrer Kombination Worte und Sätze bildeten. Erst jetzt konnte er sich von der unmittelbaren Anschauung freimachen und über etwas nicht Gegenwärtiges oder nicht Gegenständliches berichten. Den Nachrichteninhalt der Sprache, zeitlich beständig und in großer Entfernung übertragbar zu machen, stellt eine Aufgabe dar, deren schrittweise Lösung auf das engste mit der kulturellen und zivilisatorischen Entwicklung der Menschheit verbunden ist" ... Das gleiche gilt auch für die Entwicklung der Schrift. Wurden bereits durch Zeichengeben bei der Jagd der Frühmenschen Seheindrücke übermittelt, so ha-

ben die Sinnesgreifhände während der Eiszeit Tierbilder und andere Darstellungen in Höhlen und an Felswänden gemalt, wobei den Menschen bald klar wurde, daß sie damit bestimmte Aussagen machen konnten, die von Bestand waren, und daß sie sich zum konzentrierten Nachrichtenaustausch eigneten. Später entstand daraus die Bildsprache der alten Kulturvölker, die durch Normung von Bildreihen und Aneinanderreihung an die Stelle der beliebig vielgestalteten Bilder trat. Sprache und das geschriebene Wort bestimmen seitdem unser Leben, und ihnen verdanken wir unsere kulturellen und zivilisatorischen Errungenschaften.

So steht er jetzt da am Ende einer unendlich langen, zuletzt aber stürmisch vorwärts drängenden Entwicklung: Der emporgestiegene, der „nackte Affe“, wie er von Morris etwas spöttisch genannt wird, der *Homo sapiens*, wie ihn Linné wohlwollender betitelt. Stolz erhobenen Hauptes, im Vollbesitz geistiger Kräfte, in straff aufrechter Haltung, mit durchgedrückten Knien und fast gestreckten Hüften, mit einem kräftigen, ausladenden Gesäß, wohlproportionierten Waden, mit elastischen Fußgewölben und verstärkten ersten Fußstrahlen, wie sie sonst kein Säugetier aufweist. Das Wesentliche seiner Entwicklung verdankt er letzten Endes den fünfstrahligen Händen, die seit alten Zeiten für die Wirbeltiere die wichtigsten Organe für die Umweltvermittlung darstellten, wozu erst später zu ihrer Bedienung Arme geschaffen wurden.

Während der Millionen Jahre dauernden Hangelzeit der Menschenaffen bildeten sich die Hände zu besonderen Sinnesgreifhänden aus, die ihrerseits eine Kette aufeinanderfolgender Entwicklungsstufen in der Menschwerdung auslösten, von langen Greifbaggerarmen über den Hakenhandgang und die Zweifüßigkeit bis zur Großhirnentfaltung.

Nicht vergessen wollen wir noch, daß die ehemals kräftigen raubtierähnlichen Eckzähne bis zum Erreichen der Zweifüßigkeit infolge Entlastung durch den sich ständig verbessernden alltäglichen Waffen- und Gerätegebrauch der Sinnesgreifhände an den langen freien Greifbaggerarmen auf das menschliche Maß umgebildet wurden. So vergleicht Kortland sehr treffend den Faustkeil mit dem „Eckzahn in der Faust“ des Urtechnikers.

Nachteile der aufrechten Körperhaltung

Wie stolz wir auch auf unsere körperlichen und geistigen Errungenschaften sein mögen, so soll nicht verschwiegen werden, daß der Preis, den wir für den aufrechten Gang bezahlten, sehr hoch ist. Unsere zuletzt stürmische Entwicklung ist verglichen mit der unendlich langen vorausgegangenen seit der endgültigen Aufrichtung unseres Körpers nicht ungestraft an uns vorbeigegangen. Diese Zeit hat nicht ausgereicht, den in Hunderten von Jahrmillionen erprobten und auf die Waagerechte festgelegten Körperbau unserer Vierbeinervorfahren durch den senkrecht ausgerichteten fehlerlos zu ersetzen.

Der Umbau unseres Körpers und die völlige Änderung seiner Statik ist weniger durch Planung als vielmehr sehr häufig durch behelfsmäßige Lö-

sungen gekennzeichnet, so daß sich bis heute noch ein ganzer Katalog von Beschwerden und körperlichen Nachteilen in Rückerinnerung an stammesgeschichtliche Vorgänge bemerkbar macht. Das anatomische Ergebnis der evolutionären Anpassung ist daher alles andere als befriedigend. Insbesondere gilt dies für unser Rückgrat mit seiner „Achillesferse" dem Übergang von der Lendenwirbelsäule ins Kreuzbein, jener für die gesamte Statik entscheidenden wichtigen Körperstelle, wo sich obere und untere Körperhälfte treffen und die Lendenwirbelsäule gegenüber dem Kreuzbein einen nach vorn vorspringenden scharfen Knick aufweist. Schon die älteren Anatomen betrachteten das unstabile untere Ende der Wirbelsäule, insbesondere den Lendenknick als Kaufpreis, den der Mensch für seinen aufrechten Gang zahlen mußte. Dort zeigen sich nämlich am häuftigsten noch heute die bösen Folgen der Körperaufrichtung.

Gleichzeitig wurde durch die Vergrößerung des Zwischenraumes zwischen der unteren Brustkorbwand und den verkürzten Beckenkämmen die vordere Bauchwand weitgehend, besonders in ihrem unteren Abschnitt, geschwächt. Wenn auch die Natur sich bemühte, durch Erfindung der ersten „Sperrholzplatte", bestehend aus kreuz- und quer verlaufenden Muskelschichten und Faszien, dieser Wandschwäche zu begegnen, so beweisen noch heute Hängebauch und Leistenbrüche die Unvollkommenheit unserer Entwicklung. Hinzu kommen aber noch genügend andere Nachteile am Beinskelett, den Bauchorganen, dem Kreislaufsystem und dem Geburtskanal. Einen weiteren Preis, den der Mensch für seine in drei Freiheitsgraden sich auswirkende Beweglichkeit seiner Schultergelenke darbringen mußte, ist die Neigung zur Ausrenkung, die sich bis zur „habituellen Luxation" steigern kann. Um all diese empfindlichen und lückenhaften Stellen auszumerzen und einmal in den vollkommenen Besitz einer gut ausgewogenen Statik unseres auf die Längsachse ausgerichteten Körpers zu kommen, dürften noch viele Millionen Jahre verstreichen, bis diese Mängel durch Mutation und Selektion ausgeglichen sind.

Störung in der Zusammenarbeit zwischen Großhirn und Stammhirn

Andeutungsweise sei noch erwähnt, daß auch die Entfaltung unseres Großhirns mit seinem abstrakten Denken noch keineswegs zu einer restlos geordneten Zusammenarbeit und Beherrschung des Stammhirns, dem Sitz unserer Triebe und Instinkte, geführt hat.

Immer wieder schlagen die Stammhirnerregungen durch. So kann beispielsweise die Angriffslust schwere Ärgernisse und dunkle Schatten im geistigen Bereich des *Homo sapiens* heraufbeschwören. Diese Sachlage kann wohl kaum treffender beschrieben werden, als es Max Born in einem Aphorismus tat, der nachhaltig auch für den heutigen Menschen gilt: „Es scheint mir, daß der Versuch der Natur, auf dieser Erde ein denkendes Wesen vorzubringen, gescheitert ist, denn in diesem Wesen sind tierische Instinkte mit intellektuellen Kräften so unheilvoll vermischt, daß die Mischung nicht mehr unter Kontrolle gehalten werden kann".

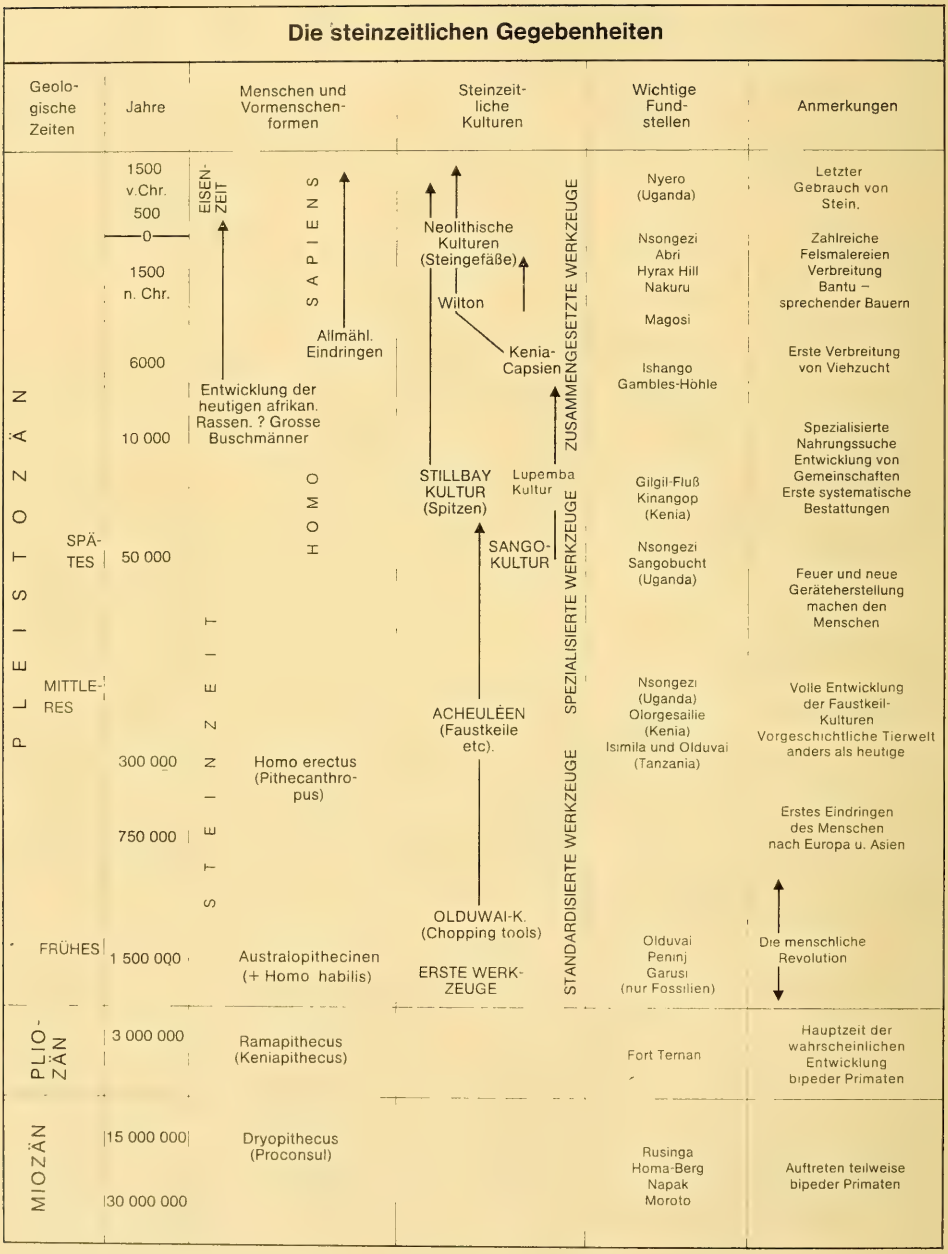


Diagramm 2: Diagramm der Erdgeschichte Afrikas seit dem Miozän mit Daten der Evolution des Menschen (n. P o s n a n s k y).

Die Sinnesgreifhand in Beziehung zu Stammbaum, Hanglertum, Hakenhandgang, Zweifüßigkeit und Großhirnentfaltung

Nach Darlegung unserer eigenen Vorstellungen über die Entwicklung des Menschen, die an Hand der Sinnesgreifhand die Brachiatorentheorie neu begründet, müssen wir uns jetzt kritisch mit den Vertretern der Präbrachiatorenhypothese auseinandersetzen, die die Menschwerdung unter der Aussparung der Brachiation und des Hakenhandganges betrachten und den Menschen unmittelbar auf Steppenformen der Dryopithecinen zurückzuführen.

Zuerst sei der Schwierigkeiten gedacht, die sich hinsichtlich des zeitlichen Ablaufes der Menschwerdung ergeben und sehr unterschiedliche Meinnungen aufkommen lassen. In seiner Veröffentlichung über „Der Ursprung des Menschen aus immunologischer Sicht“ schreibt S a r i c h etwas sarkastisch: ... „wie lange es her ist, seit die Entwicklung des Menschen ihre eigenen Wege genommen hat? Die Antwort auf diese Frage bewegt sich vom Erhabenen bis zum Lächerlichen. Sogar die vernünftigen und ernsthaft überlegten Schätzungen von heute schwanken zwischen ungefähr 3 bis 30 Millionen Jahren“ ... (W a s h b u r n , P i l b e a m).

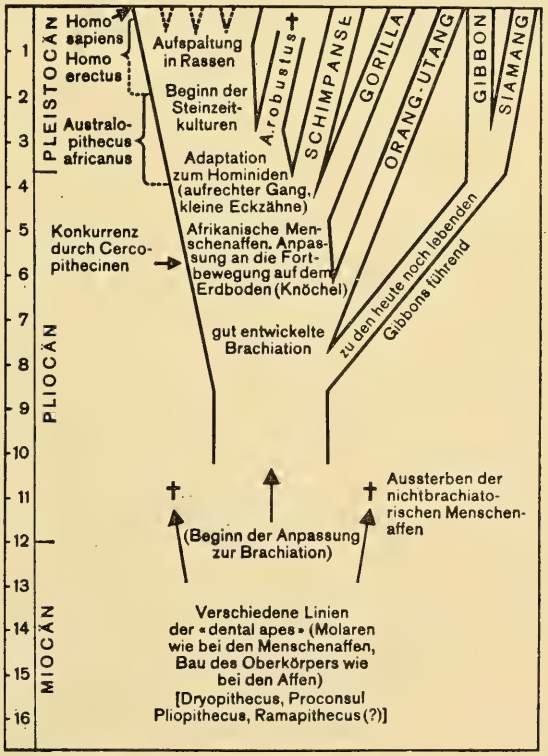


Diagramm 3: Diagramm mit den wesentlichen adaptiven Veränderungen bei den zum Menschen und seinen pongiden Verwandten führenden Linien seit dem Miozän (n. S a r i c h).

Aus den spärlichen Fossilfunden der Vormenschen (bei Waldformen fallen sie fast ganz aus) wurden leider bereits bei kleinsten Abänderungen oft voreilige Schlüsse gezogen, die dann später in eine Sackgasse führten. Es sei nur des im Schrifttum herumgeisternden, allzu wichtig genommenen Proconsuls gedacht, den man am liebsten trotz seiner Vierbeinigkeit mit vorgestreckten Zehen, seiner Schmalbrüstigkeit mit sagittal geführten Gliedmaßenextremitäten, seinem langen Schwanz und seinen starken Eckzähnen als Stammvater des Menschen ansehen möchte.

Aufgrund immunologischer Untersuchungen über den Ursprung des Menschen kommt S a r i c h zu einer verhältnismäßig kurzen Zeitspanne der Menschwerdung. Er schreibt: ... „Bezüglich der heutigen Menschenaffen und des Menschen ergibt sich ein Zeitraum von 8 Millionen Jahren (12 I D Einheiten), seit die beiden Spezies zum letzten Male einen gemeinsamen Vorfahren gehabt haben. Ferner muß es vor ca. 6 Millionen Jahren zur Aufspaltung gekommen sein, die zur Entwicklung des Schimpansen, Gorillas und des Menschen geführt haben" ... Das von ihm aufgestellte Stammbaumdiagramm (Diagr. 3) zeigt die wesentlichen Veränderungen bei den zum Menschen und zu seinen pongiden Verwandten führenden Linien seit dem Miozän. Mit diesem aufgrund neuer immunologischer Ergebnisse aufgestellten Stammbaum lassen sich die aus der praktischen Handchirurgie gewonnenen Erfahrungen über die Tasthand in ihrer Bedeutung für die Entwicklung des Menschen bestens in Einklang bringen, auch wenn sie aus einem ganz anderen Wissensgebiet erfolgen.

Der Stammbaum der Summoprimaten

Betrachten wir jetzt den Primatenstammbaum, wie ihn beispielsweise H e b e r e r vertritt, so fällt sofort die tiefe Kluft auf, die er zwischen dem menschlichen Zweig und dem der übrigen Summoprimaten zieht. Während Schimpanse und Gorilla nebeneinander stehen, reicht die Kluft zwischen Schimpanse und Mensch nahezu bis ins Oligozän. Es scheint dies ganz unverständlich, nachdem doch aus zahlreichen vergleichenden anatomischen Untersuchungen hervorgeht, daß Menschen und Schimpansen in ihrem Körperbau, der Funktion ihrer Organe, selbst in dem chemischen Aufbau ihrer Körpersubstanz weitgehendste Übereinstimmung zeigen, ja daß man sogar aus dieser engsten Verwandtschaft heraus an Kreuzungen, Blut- und selbst an Organübertragungen gedacht hat. Menschen und Schimpansen dürfen daher den gleichen Ahnen besessen haben, sonst müßten wir, wenn sich die menschlichen Vorfahren aus ganz früheren Vorstufen im Oligozän bereits abgezweigt hätten, um in der Endphase der Entwicklung doch zu weitgehender körperlicher und physiologischer Übereinstimmung zu kommen, von einem Parallelismus sprechen, und für diesen fehlen die Beweise.

Lassen wir zu dieser entscheidenden Frage der Übereinstimmung von Mensch und Schimpanse W a s h b u r n zu Wort kommen: ... „Es erscheint ganz unwahrscheinlich, daß diese bis in Einzelheiten gehende strukturelle

und funktionelle Übereinstimmung von einem Parallelismus herrührt. Parallelismus bedeutet, daß Tiere einander gleichen, weil sich ähnliche Gruppen in ähnlicher Weise adaptiert haben, daß aber die Linien genetisch voneinander unabhängig sind. Die Annahme, der Mensch habe die Struktur eines Brachiators durch Parallelismus entwickelt, ohne die Brachiation zu benötigen, käme einer Fehldeutung der Natur, einer Parallelevolution gleich."

Die Handfertigkeit

Weitere Beweise für die enge Zusammengehörigkeit von Menschen und Schimpansen aus einem gemeinsamen Ahnen bringen uns neuere Ergebnisse aus Tierbeobachtungen in freier Natur und Versuche in Tiergärten. Sie zeigen, daß die Handfertigkeit des Schimpansen der des Menschen sehr nahe steht. Beide sind von Haus aus von allen Primaten die technisch begabtesten Wesen, nur blieb nach Kortland „den Schimpansen die Entfaltung zum technologischen Tier nicht etwa deshalb versagt, weil sie im Vergleich mit den Menschen technologisch weniger begabt waren, sondern einfach deshalb, weil für sie die Mühe sich nicht lohnte" ... Sie lebten weiter in der paradiesischen Fülle zentralafrikanischer Urwälder ohne Nahrungs- und sonstige Umweltsorgen.

Welche erstaunliche Handfertigkeiten aber Schimpansen zu entfalten vermögen, wenn ihnen ein entsprechender Anreiz, also gleichsam nachträglich ein Kulturantrieb dargeboten wird, konnten Forscher an Tieren in Gefangenschaft beobachten. Wie Rensch im zoologischen Garten in Münster an seiner Versuchs-Schimpansin „Julia" feststellte, konnte sie nicht nur virtuos mit Handwerkszeug umgehen, sondern setzte die Schraubenzieher mit beachtlicher Genauigkeit an, mit einem Zartgefühl, genauer gesagt „mit nervöser Lenkung der Fingerbewegungen", um schließlich zu ihren Leckerbissen zu gelangen. Rensch faßt zusammen: „Die bisher vorliegenden Erfahrungen lehren, daß Schimpansen über eine Manipulationsfähigkeit verfügen, die der des Menschen sehr ähnlich ist". Und Schultz aus Zürich ergänzt die neugewonnenen Erkenntnisse über die Affenfingerfertigkeit zu der Vermutung: „Falls wir Schimpansen ein menschliches Gehirn implantieren könnten, dann würden sie so gut Klavier spielen wie wir ...".

Nach Ansicht von Kortland verhalten sich wild lebende Schimpansen sogar noch wesentlich menschlicher als Schimpansen in Gefangenschaft. Diese technologische Begabung der Schimpansen, verbunden mit einer die übrigen Primaten übertreffenden Intelligenz, bestätigt nochmals die Zusammengehörigkeit von Menschen und Schimpansen und ihre Herkunft von einem gemeinsamen Stammvater. Nach Kortland wurde der Anlauf zu einer menschlichen Entwicklung durch Zurückdrängen der Schimpansen in die Urwälder Zentralafrikas, vielleicht infolge einer Klimaveränderung, oder auch durch bereits entwickeltere Australopithecinen unterbunden, so daß hier, wo jeder fördernde Umweltdruck fehlte und auch keine Nahrungssorgen bestanden, die Tiere von ihrer Fingerfertigkeit so wenig Gebrauch

machten. Kortland spricht daher von einer „Dehumanisierung“ der Schimpansen und unterscheidet noch zusätzlich zwischen dem z. B. in der Abwehrweise von Feinden wesentlich aktiveren Savannenschimpansen und den vergleichsweise stumpf dahinlebenden reinen Waldformen.

Auch Jane Goodall konnte während ihres neun Jahre langen Umgangs mit freilebenden Schimpansen in Afrika die gleichen Erkenntnisse gewinnen, daß Mensch und Schimpanse eine verblüffende Übereinstimmung in ihrer Lebensweise und ihren Verhaltensformen zeigen. Schimpansenkinder lutschen nicht nur wie Menschenkinder am Daumen, sondern Schimpansen sind wie keine anderen Tiere in der Lage, sich selbst Werkzeuge herzustellen. Durchgekaute Blätter benutzen sie beim Wasseraufnehmen wie Schwämme. Sie angeln mit präparierten Grashalmen Termiten aus den Löchern ihrer Bauten. Als Ersatz fehlender natürlicher Waffen richten sie Äste zu, um mit diesen auch stärkere Angreifer abzuwehren oder zu töten. Schimpansen besitzen auch ein ausgeprägtes Sozialverhalten. Für seine Nahrungsbeschaffung „arbeitete“ beispielsweise ein Schimpanse in der Regel genau sieben Stunden, wobei er seine Mittagsruhe, sowie die tägliche zweistündige Körperhygiene mit einbezieht. Selbst in den Eßgewohnheiten unterscheiden sich die Schimpansen nur wenig von den Menschen. Jane Goodall konnte auch hier beobachten, daß zu deren Speisezettel nicht weniger als 90 verschiedene Pflanzenarten, 50 Fruchtsorten, 30 Blätter- und Knospensorten und zur Deckung ihres Eiweißbedarfes auch frisches Fleisch gehört. So jagen Schimpansen Tiere bis zur Größe von Buschschweinen. Aufgrund der neuen Beobachtungen von Jane Goodall müssen wir unsere Auffassung von unseren nächsten Verwandten, den Schimpansen, verbessern und sie gerechterweise gleichsam schon als „Mitmenschen“ achten.

Gemessen an dem normalen Verhalten dieser Wesen in ihrer gewohnten Urwaldumwelt erscheinen gekäfigte Schimpansen in Tiergärten nach Jane Goodall als ausgesprochene „Idioten“, liefern ganz falsche Vorstellungen über ihre wahre Lebensweise und leiden in dem veränderten Milieu aufgrund dauernden Aufgabenmangels unter starken Depressionen.

Atavismen und stammesgeschichtliche Vererbungen

Außer der unmittelbaren körperlichen Übereinstimmung von Mensch und Schimpanse, ihrer im Tierreich beispiellosen Handfertigkeit und ihren übereinstimmenden Verhaltensformen können wir durch den Nachweis von Atavismen und Instinkten beim heutigen Menschen noch genügend Beweise erbringen, die alle zusammen mit Sicherheit dafür sprechen, daß auch der Mensch das Stadium des Hangelns (Brachiation) und des Hakenhandganges durchlaufen haben muß. Diese Beweise sind deshalb so wichtig, weil bisher von den waldbewohnenden Vorläufern des Menschen Fossilfunde wegen vollständiger Verwesung im Waldboden nahezu fehlen. An die Spitze der atavistischen Merkmale des Menschen stellen wir die kennzeichnende Ru-

hestellung der menschlichen Hand, die von Chirurgischer Seite auch als die Funktionsstellung bezeichnet wird. B u n n e l gibt in seinem Lehrbuch der Handchirurgie beim Eingehen auf das Muskelgleichgewicht während des Handgebrauchs folgende klassische Schilderung: „In Ruhe nimmt die Hand eine bestimmte Stellung ein. Es handelt sich im wesentlichen um die Mittelstellung der Gelenke, einschließlich des Handgelenkes und der Drehstellung des Vorderarmes. Dabei sind alle Muskeln im Gleichgewicht, so daß bei ungestörtem Tonus die Hand in Ruhe die sog. Funktionsstellung (Abb. 20) einnimmt. Der Vorderarm steht dabei in Mittelstellung zwischen Pronation und Supination, das Handgelenk in etwa 20° Dorsalflexion und 10° Ulnarduktion. Die Finger sind in jedem Gelenk leicht gebeugt, der Zeigefinger am wenigsten und der kleine Finger am meisten. Der Daumen steht in teilweiser Opposition und seine Gelenke sind ebenfalls leicht gebeugt.

Das für die normale Stellung und die Funktion der Hand notwendige Muskelgleichgewicht stellt sich zwischen drei Muskelgruppen ein; den langen Streckern, den langen Beugern und den Binnenmuskeln der Hand. Aus dieser Funktionsstellung heraus haben alle Muskeln den mechanisch günstigsten Ausgangspunkt für ihre Aktion. In dieser Stellung paßt die Hand um einen spindelförmigen, länglichen Gegenstand mit einem Durchmesser von 4,5 cm, der in einem Winkel von 45° zum Vorderarm liegt. Wahrscheinlich ist es eine atavistische Stellung zum Erfassen von Ästen, Waffen oder anderen Lebewesen ...". Auch die Schreibstellung unserer Hand dürfte mit der Funktionsstellung identisch sein. Verweilen wir nochmals bei einem bequem in die menschliche Hand passenden Ast mit einem Durchmesser von 4 bis 5 cm, so könnte sich vielleicht daraus für die Zeit der Hangelfortbewegung in den Bäumen ein Hinweis ergeben, in welcher Höhe die Tiere lebten und in welchem Bereich der Baumkronen sie sich am meisten aufhielten.

Bei der Ausbildung der menschlichen Wirbelsäule läßt sich bei Kindern eine Rückerinnerung an die Zeit der Hangelfortbewegung noch deutlich erkennen. So fehlt dem menschlichen Neugeborenen noch jede Wirbelsäulenkrümmung, und bei seinen ersten Versuchen sich aufzurichten, fällt der Oberkörper infolge seines Übergewichtes nach vorn. Erst ganz allmählich gelingt es ihm durch Übung und Kräftigung seiner die Wirbelsäule stützenden Muskeln, sich zunächst mit völlig gerade gehaltenem Rückgrat aufzurichten. Es dauert bis in die Zeit der Geschlechtsreife, ehe die doppel-S-förmige Krümmung sich vollendet (Abb. 21). Für diese Tatsache, daß die Wir-

Abb. 20: Menschliche Hand in Ruhe- und Funktionsstellung.

belbiegungen sich im Laufe ihrer Entwicklung so spät und erst mit dem Eintreten bestimmter statischer Bedingungen herausbildet, dürfte die stammesgeschichtliche Vererbung eine Hauptrolle spielen. In den Abbildungen von Mollier kommen diese kennzeichnenden Wachstumsverhältnisse der menschlichen Wirbelsäule deutlich zur Darstellung.

Aber auch unsere Fußentwicklung beweist in besonders überzeugender Weise, wie sich nach Erlangen der Zweifüßigkeit aus ursprünglich beweglichen Greif- und Kletterfüßen unserer hangelnden Vorläufer der menschliche Fuß zu einem Stand- und Schreitfuß umwandelte. So schreibt Hoepke: ... „Eins ist sicher: ein primitives Merkmal ist der Fuß nicht, wie es so oft behauptet wird. Unsere Großzehe steht noch heute in Oppositionsstellung neben der zweiten Zehe. Ihr zweiachsiges Sattelgelenk ging während der ontogenetischen Entwicklung verloren und ist heute nur einachsig. Der Musculus opponens wurde zurückgebildet. Das ist nur verständlich, wenn wir eine Abstammung von im Urwald kletternden Ahnen annehmen. Die Last des Körpers wird erst allmählich vom lateralen Fußrand, auf dem die Affen gehen, auf den medialen Fußrand gelegt. Erst dadurch bildet sich das

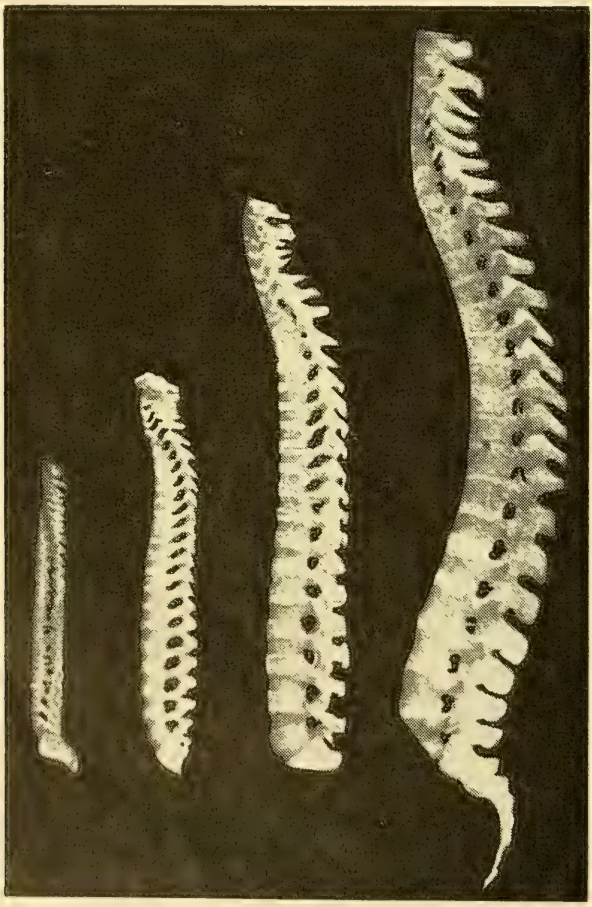


Abb. 21: Menschliche Wirbelsäulen vom Neugeborenen bis zum Erwachsenen (n. Mollier).

Gewölbe aus, obwohl die Last des Körpers ständig zunimmt. Es kann noch nicht allzu lange her sein, daß der Kletterfuß in einen Schreitfuß umgewandelt wurde. Von allen auf dem Lande lebenden Säugetieren kommt nur dem Menschen eine verstärkte erste Zehe zu. Bei den übrigen wird sie fort und fort kleiner. Deshalb sind auch die Gelenke am lateralen Fußrand alle beweglicher als die medialen. Das zwischen Calcaneus und Cuboides ist geradezu ein Sattelgelenk ... ".

Erbkoordination

Weitere stammesgeschichtliche Anpassungen im Bereich der Hand, die als „Erbkoordinationen" bezeichnet werden, finden sich bei Neugeborenen. Sie verfügen über eine Reihe von funktionstüchtigen Verhaltensweisen, die im wesentlichen Leistungen des Stammhirns und des Rückenmarks darstellen, denn die Hirnrinde ist noch nicht arbeitsfähig.

Ein kennzeichnender angeborener Mechanismus des neugeborenen Säuglings ist der sog. Handgreifreflex. Vielleicht sollte man ihn besser als Handgriffreflex bezeichnen (Abb. 22). Beim Aufdrücken eines Fingers oder Stabes gegen die Handfläche schließen sich die Finger um den berührenden Gegenstand und zwar wie P r e c h t l durch Filmaufnahmen nachweisen konnte, in einer geordneten Abfolge der Fingerbewegungen. Zuerst greift der Mittelfinger zu, dann folgen die anderen, zuletzt der Daumen. Dies dürfte dem vorher geschilderten Aufgriff über den Ast entsprechen, wobei der längste Finger zuerst in Berührung mit der Rinde kommt und sein Berührungssignal als erster hirnwärts abgibt. Dann folgen die anderen der Größe nach, bis zuletzt der Daumen nur beigelegt wird. Dieser Hakengriffreflex ist gelegentlich bei Siebenmonatskindern so stark ausgebildet, daß sich das Kind hängend an einer aufgespannten Wäscheleine festhalten kann.

Als dritte dieser stammesgeschichtlichen Anpassungen im Bewegungsbereich der Hand kann man bei Frühgeburten in Rückenlage sich abwechselnde, wohlgeordnete Arm- und Handbewegungen beobachten. Dabei bewegen sie den einen Arm mit geschlossener Hand abwärts, den anderen mit sich immer mehr öffnender Hand aufwärts. Diese Bewegung entspricht der der Arme beim Hangeln, wenn die Sinnesgreifhände abwechselnd über den Kopf geführt und auf die Äste gelegt werden.

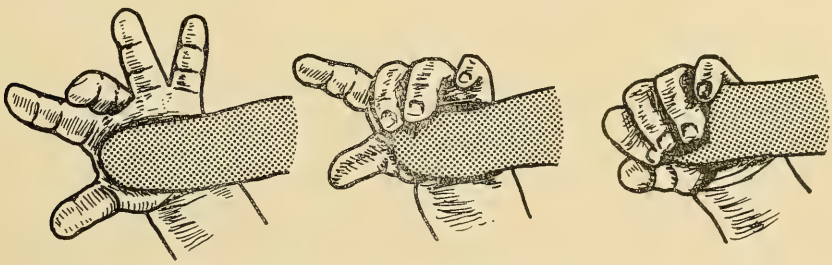


Abb. 22: Handgriffreflexe bei Neugeborenen (P r e c h t l).

Verhaltensformen

Weitere Beweise, daß unsere Vorfahren einst baumbewohnende Menschenaffen waren liefern uns Beobachtungen an Kindern. Sie haben einen angeborenen Trieb, Bäume zu erklettern. Dabei fällt auf, mit welcher Sicherheit und Unbekümmertheit sie sich hangelnd und kletternd in den Ästen der Bäume bewegen. Gleichsam aus einem Instinktzwang, aus der „Urzeit des Bauhandwerks“, errichten sie, ohne jemals derartiges gesehen zu haben, in einem bestimmten Alter Baumhäuser oder Liegestätten aus Zweigen in den Bäumen, die eine angeborene Rückerinnerung an ehemalige Schlafnester der Menschenaffenzeit darstellen dürften. Im Böhmerwald üben Knaben ein seltsames Spiel. Sie klettern in die Kronen von Fichten und wechseln durch Schaukelbewegungen von Baumkrone zu Baumkrone über. Auch eine andere Art von Spiel an hohen Fichten wird von Knaben ausgeführt, indem sie sich von der Spitze einer hohen Fichte an deren Außenseite unter ständigem Nachgreifen auf den sich nach unten verbreiternden Ästen bodenwärts abgleiten lassen. Auch bei diesen seltsamen Spielen dürfte es sich um eine Erinnerung an das ehemalige Baumleben handeln.

Ein wichtiges atavistisches Zeichen findet sich bei Knaben, die zum ersten Male an der Reckstange hängen, wobei sie in der Art der Affenhände mit angelegtem Daumen im Übergriff die Stange umfassen und den richtigen Reckgriff mit umgelegten Daumen erst erlernen müssen. Auch hierin prägt sich noch immer der angeborene ehemalige „Hakenhandhangelgriff“ der Hangelzeit unserer Vorfahren deutlich aus.

Ein weiterer angeborener Mechanismus wird optisch ausgelöst, wenn sich Kleinkinder vom Rande eines Abgrundes instinktmäßig zurückhalten. Selbst dann, wenn diese gefährliche Stelle durch eine Glasabdeckung gesichert wird, krabbeln sie, wie Versuche ergeben haben, erst darüber, wenn aufgezeichnete Muster eine Absicherung nach unten optisch vortäuschen. Selbst die eigene Mutter vermag weder mit Leckerbissen noch mit Spielzeug ein Kleinkind über einen echten oder vermeintlichen Abgrund zu locken. Auch hier dürften sich im Unterbewußtsein Vorstellungen über ihr ehemaliges gefährliches Leben in den Baumkronen erhalten haben.

Einen sehr auffälligen Hinweis auf das ehemalige Hanglertum unserer Vorfahren in den tropischen Regenwäldern bietet eine anatomische Besonderheit am Haarwuchs unserer Arme. Beim Menschen verläuft die Richtung der Haare am Oberarm distal und am Unterarm proximal ulnar in Richtung auf den Ellbogen. Diese Tatsache dürfte ein atavistisches Merkmal sein und im Zusammenhang mit den häufigen Regen des Tropenwaldes stehen, als die Vorfahren ihre Arme schützend über den Kopf hielten, um den Regen über den Ellenbogen ablaufen zu lassen.

So wie wir als Beweis für die Zeit des Hanglertums unserer Vorfahren genügend Atavismen und angeborene Instinkthandlungen erbringen können, so gilt das gleiche auch für die Zeit des Hakenhandganges. Auch hier können wir mit Sicherheit an den menschlichen Händen noch Atavismen

feststellen, die dafür sprechen, daß unsere Vorfahren diesen Übergang zur Zweifüßigkeit durchgemacht haben. Betrachten wir die Hände eines älteren Mannes von der Streckseite her bei gestreckten und angelegten Fingern, so fällt sofort auf, daß die Haut der Finger distal von den Mittelgelenken sich deutlich von der Haut der Grundglieder und des Handrückens unterscheidet. Die Haut der Mittelglieder ist glatt, meist etwas blasser und zeigt dicht gedrängt querverlaufende feine Falten, während die Haut der Grundglieder und des Handrückens runzelig, welk und von zahlreichen unregelmäßig verlaufenden Falten durchzogen ist, die sich locker von dem Untergrund abheben lassen und auch stehenbleiben. Im Gegensatz dazu ist die Haut über den Mittelgliedern sehr straff und läßt sich von der Unterlage kaum abheben und auch nur wenig verschieben. Vom Mittelgelenk ab fehlt bis zu den Fingerspitzen so gut wie jeder Haarwuchs.

Überstreckt man durch Gegendruck die Finger, so fällt ein deutliches Abblassen der Haut der Mittel- und Endglieder auf. Es beruht dies darauf, daß die von der Mittelhand stammenden Arterien trotz volarer Zuflüsse sich am Mittelglied erschöpfen. Von hier ab übernehmen die volaren Arterien allein durch Kapillaren die Versorgung des Mittelfingerrückens. Oft sieht man auf dem Handrücken ein stark ausgeprägtes Venennetz, das bis zu den Fingermittelgelenken reicht und hier stets scharf abbricht. Ursache hierfür ist, daß der Blutabfluß in die Venen von der Fingerbeere und der Volarseite der Mittelglieder in das Venennetz der Dorsalseite der Grundglieder und in den Handrücken einmündet. Die Lymphbahnen folgen den Venen grundsätzlich in gleicher Anordnung. Auch die Fingernerven verlaufen mit den Arterien zusammen entlang der Seitenkanten der Finger. Bei ihnen sind die beiden dorsalen Stämmchen wesentlich schwächer als die beiden volaren. Sie erschöpfen sich an den Fingern regelmäßig im Bereich von Grund- und Mittelglieder. Die Dorsalseite der End- und ein Teil der Mittelglieder wird von volaren Fingernerven mit übernommen.

Sehr bezeichnend und beweisend für eine Rückerinnerung an einen ehemaligen Hakenhandgang sind besonders auch die anatomischen Verhältnisse der Strecksehnen an unseren dreigliederigen Fingern. Nach Verlassen des Leitkanals der langen Fingerstrecker unter dem Handwurzelband laufen ihre Sehnen frei unter der Haut auf die Grundgelenke der Finger zu, wobei sie aber noch durch schiefgelegte Sehnenbrücken miteinander verknüpft und dadurch in ihren Bewegungen voneinander abhängig sind. Die Sehnen laufen dann über die Köpfchen der Mittelhandknochen in ein dreieckiges, pfeilspitzenähnliches Endstück aus (Abb. 23), das sich fest auf den Fingerrücken anpreßt. Mit diesen seitlichen Zipfeln, die sich um das Köpfchen der Mittelhandknochen herumschlagen, vereinigen sich die Ausläufer der Musculi lumbricales und interossei, um als kleine Muskeln der Hand die Finger in den Grundgelenken zu beugen. Der Mittelstreif der eigentlichen Strecksehne spaltet sich wie Abb. 23 zeigt, über dem Grundglied in drei Längsbündel, von denen das mittlere in Verlängerung an dem Grunde des Mittelgliedes sein Ende findet, dagegen die beiden Randstreifen nach ihrer Wiedervereinigung mit den Ausläufern der Musculi lumbricales und interossei

Abb.: 23: Strecksehnen eines dreigliedrigen Fingers (n. T. v. L a n z & W a c h s m u t h).

über dem Mittelglied bis zum Grund der Endglieder als breite Aponeurose enden. Somit findet sich auf der Dorsalseite der Mittelglieder der dreigliedrigen Finger keine Schmalsehne, sondern eine breite Aponeurose. Es konnte also während des Hakenhandganges, bei dem die Hand mit der Rückseite der Mittelglieder aufgestützt wurde, gar keine Sehne gedrückt oder geschädigt werden, sondern der Druck verteilte sich beim Aufstützen stets auf eine breite Aponeurose. Infolge dieser besonderen anatomischen Anordnung des Streckapparates der dreigliedrigen Finger ist die selbst- und fremdtätige Beweglichkeit der Endglieder schwerfällig, bei einem Aktionsradius von kaum 20°. Außerdem erklärt sich aus dieser anatomischen Besonderheit das kennzeichnende Abreißen der kurzen breiten Streckaponeurose bei einem harten Stoß gegen das leicht gebeugte Endglied.

Alle diese auffälligen anatomischen Besonderheiten lassen sich nur erklären, wenn man annimmt, daß durch diese Anordnung beim Aufsetzen der mittleren Glieder der dreigliedrigen Finger während des Hakenhandganges Gefäße, Nervenstämme und Strecksehnen nicht gequetscht und geschädigt werden sollten.

Befühlt man die Streckseite der Finger der Mittelfingerglieder, so erscheinen sie breit und fast glatt, was durch die über den Knochen liegende Aponeurose noch verstärkt wird. Dagegen ist der Fingerrücken der Grundglieder dachförmig steil. Auch diese anatomische Besonderheit spricht für eine Abflachung der Mittelglieder durch den dauernden Druck beim Hakenhandgang.

Ein weiterer Beweis für den ehemaligen Hakenhandgang ist die auch beim Menschen erhalten gebliebene Fähigkeit zu einer Schaukelbewegung in den Grundgelenken der dreigliedrigen Finger nach dorsal und volar, wodurch beim Aufsetzen der Hand im Hakenhandgang unangenehme Stoßwir-

kungen gegen die Handgelenke federnd und dämpfend abgefangen wurden. Ferner spricht dafür die nach Einbiegen der Finger zur Hakenhandstellung erhalten gebliebene, leicht bogenförmige Begrenzung der Dorsalseite des zweiten bis fünften Fingers. Sie ermöglicht die stufenförmigen Längen der Grundglieder auszuwechseln, um so beim Hakenhandgang die günstigste Berührung des Bodens zu schaffen.

An dieser Stelle sei noch auf eine kennzeichnende Gehweise menschlicher Kleinkinder eingegangen, die sich als kurzer Übergang bei der Fortbewegung „auf allen Vieren“, d. h. zwischen dem Kriechen und der völligen Aufrichtung einschaltet. Vergleichen wir in diesem Stadium Kleinkinder von Mensch und Schimpanse, so fällt, wie Abb. 24 zeigt, auf, daß die kleinen Schimpansen bereits den kennzeichnenden Hakenhandgang ihrer Eltern ausführen, nämlich vorne durch die langen Hangelarme hoch aufgerichtet und mit hakenartig gebeugten Fingern aufgestützt fällt der Rumpf infolge der kurzen Beine schräg nach hinten ab. Im Gegensatz dazu ist bei menschlichen Kleinkindern die Beckengegend durch die in diesem Alter bereits verlängerten Beine stark überhöht und der Rumpf fällt nach vorne unten ab, wobei sich die Hände mit ihren gespreizten Fingern dem Boden auflegen. Diese Gangart ist aber keine Rückkehr zu dem ehemaligen Vierfüßlergang, sondern bedeutet lediglich eine zeitweilige Zweckhandlung, die die Kinder anwenden, um infolge der Schubkraft aus der Beckengegend ein ständiges „auf die Nase fallen“ zu vermeiden. Diese Fingerstellung ist nur im Sinne einer starken Bremswirkung zu verstehen.

Betrachten wir nochmals rückschauend unsere Erörterungen über die Entwicklung des Menschen vom Menschenaffen über den Affenmenschen zum Vollmenschen, so glauben wir genügend Beweise dafür erbracht zu haben, die noch immer, besonders bei Anthropologen, vertretene Ansicht abzulehnen, daß erst der aufrechte Gang es gewesen sei, der die Voraussetzungen für die Menschwerdung schuf und daß die Greifhände sich erst danach ausbildeten.

In der Menschwerdung spielt die Erlangung der Zweifüßigkeit zwar eine wichtige Zwischenrolle, aber sie stand nicht am Anfang und war auch nicht ihre Ursache.

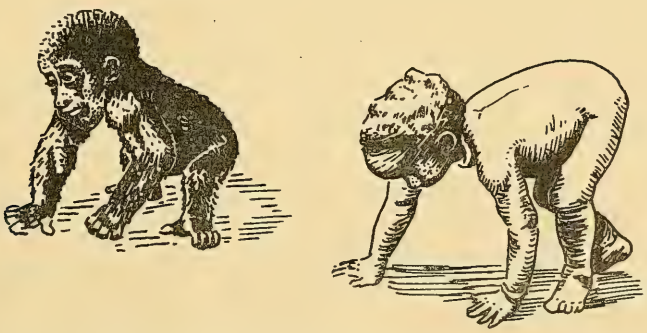


Abb. 24: Temporärer scheinbarer Vierfüßlergang eines menschlichen Kleinkindes im Vergleich zu einem Gorillakind (n. S c h u l t z).

In neuerer Zeit waren es besonders Verhaltensforscher, die auf die Bedeutung der Greifhand für die Menschwerdung hinwiesen. Ohne die Ausbildung der Hangelhände mit Entwicklung eines räumlich empfindenden Fingerspitzengefühls und einer entsprechenden Fingerfertigkeit zur Sicherung der Hangelfortbewegung in den Bäumen und ohne den Zug des hängenden Körpers wäre der waagerecht ausgerichtete Körper der Vierbeineraffen nie zum senkrecht ausgerichteten Körper der Menschenaffen umgebildet worden. Dies war der entscheidende Beginn der Menschwerdung. Denn gerade während der Hangelzeit wurde die obere Körperhälfte grundlegend umgebaut, nämlich die Wirbelsäule gestreckt, der Rumpf und der Schultergürtel verbreitert und die Vierfüßlervordergliedmaßen zu langen, dreidimensional beweglichen Greifbaggerarmen zwecks Bedienung der Sinesgreifhände ausgebildet. Die untere Körperhälfte der menschlichen Vorfahren wurde erst während des Hakenhandganges an die senkrechte Körperbauweise angepaßt, als sich nämlich eine dringende Notwendigkeit dafür ergab. Um zu überleben, mußten diese Wesen das Fehlen natürlicher Waffen durch das Handhaben künstlicher Waffen ausgleichen, was ihnen aber nur mit Sinnesgreifhänden möglich war. Ohne aufrechten Stand und Gang hätten sie die Waffen nicht wirksam anwenden können. Der Hakenhandgang bot ihnen jedoch die Möglichkeit zum Aufrichten. Die Sinnesgreifhände erzwangen daher die Zweifüßigkeit, um die Arme endgültig von der Fortbewegung zu befreien. Mit Aufrichten des Körpers wurde auch der vordem nach vorn unten hängende Kopf waagrecht ausbalanciert, und damit der Hirnschädel vom starken Nackenmuskelzug befreit und dem Großhirn Ausdehnungsmöglichkeit gegeben.

Fassen wir die Bedeutung der Sinnesgreifhände für die Entwicklung des Menschen in einem Satz zusammen, so waren sie die Urheber des Hanglertums der Menschenaffen, die Erhalter der Hakenhandgänger (die ausgestorben wären, wenn sie nicht den Mangel an körperlichen Waffen durch Gebrauch künstlicher Waffen ausgeglichen hätten), die Erzwinger der Zweifüßigkeit aus dem Hakenhandgang heraus und die Anreger der Großhirnentfaltung infolge enger Wechselbeziehung zwischen Handfertigkeit und Hirntätigkeit. Mit Nachdruck sei noch einmal betont, daß in der sich gegenseitig fördernden Wechselwirkung von Sinnesgreifhandausbildung, Körperaufrichtung und Großhirnentfaltung die Sinnesgreifhände die auslösende und beherrschende Rolle bei der Menschwerdung spielten.

Mit unseren Darlegungen glauben wir genügend Unterlagen erbracht zu haben, die beweisen, daß auch die Vorläufer der Hominiden als Baumbewohner reine Hangler gewesen sind und auf ihrem Weg zur Zweifüßigkeit ebenfalls den Hakenhandgang als Übergang durchgemacht haben müssen. Damit dürfte die Präbrachiatorentheorie ihre Gültigkeit verloren haben.

Niemals konnten unsere Sinnesgreifhände von steppenbewohnenden Dryopithecinen stammen, da Vierbeineraffen mit nach vorne gerichteten Füßen ihre Zehen beim Laufen auf dem Boden als Bremse gegen das Abrutschen nach vorne gebrauchen, und damit an der Volarseite der Zehenendglieder stärkstem Druck ausgesetzt sind, genau an der Stelle, an der sich

bei den menschlichen Händen die hochempfindlichen Tastpolster der Fingerbeeren befinden. Dagegen ist die Entwicklung der Hand mit ihrer Doppelfunktion zum Tasten und Greifen nur sinnvoll in der lebensgefährlichen Höhe der Baumkronen, wo ständig Anlaß zum Ausbilden und Vervollkommnen von Sicherheitsvorrichtungen an den Händen gegeben ist.

Das gleiche gilt auch für den hochspezialisierten Fußbau des Menschen, der sich nur durch ein vorausgegangenes Leben auf den Bäumen erklären läßt. Unsere Füße waren ursprünglich sehr bewegliche Greif- und Stemmfüße, wie menschliche Neugeborene noch immer beweisen, die sich erst nachträglich mit der Entwicklung der Zweifüßigkeit in Stand- und Schreitfüße mit federnd versteiften Gewölben und Verstärkung des ersten Fußstrahles abgewandelt haben.

Schließlich wäre auch unser räumliches Sehen für ursprüngliche Bodenwesen unnötig und nicht zu erklären gewesen.

Was letzten Endes den Anstoß für den Umbruch des waagerecht ausgerichteten Körperbaus der Dryopithecinen zum senkrecht ausgerichteten der Menschenaffen mit ihrer neuartigen Hangelfortbewegung in den Bäumen erwirkte, wissen wir nicht. Es erübrigt sich deshalb, sich hier weiter in Vermutungen zu ergehen.

Zusammenfassung

Die Hand ist stammesgeschichtlich älter als der Arm, als die Säugetiere, als der aufrechte Gang, als das Großhirn und als der Mensch. Erst die Entwicklung der Sinnesgreifhand ermöglichte die sichere Fortbewegung im Hakenhandhangeln der Menschenaffen. Zu diesem Zweck wurde der Oberkörper aus der waagerecht ausgerichteten Bauweise der vierbeinigen Tieraffen umgebaut in die senkrecht ausgerichtete der Hangler. Dabei wurde die Wirbelsäule gestreckt, der Bustkorb verbreitert, wurden die Arme verlängert und im Schultergelenk dreidimensional beweglich. Zum Bodenleben zurückgekehrte Summoprimaten bewegten sich halbaufgerichtet im Hakenhandgang, weil sie von der Hanglerzeit her mit den langen, dreidimensional beweglichen Greifarmen an einem gestreckten breiten, in senkrechter Bauweise ausgerichteten Oberkörper ausgerüstet waren. Ihre ebenfalls beibehaltenen Sinnesgreifhände ermöglichten den Gebrauch aufgelesener Verteidigungswaffen bei aufgerichtetem Oberkörper und damit auch den von Werkzeugen (Abb. 25). Die in einer großraubtierreichen und daher feindlichen Umwelt erzwungene ständige Aufrichtung führte zum zweifüßigen aufrechten Gang und damit zum Umbau auch des Unterkörpers und seine Ausrichtung auf die senkrechte Bauweise. Der nunmehr völlig senkrecht stehende Körper balancierte den waagerecht ausgerichteten Kopf auf der Spitze der Wirbelsäule und befreite das Hinterhaupt von dem Zug einer schweren Nakkenmuskulatur, die vordem den nach schräg-unten hängenden Kopf halten mußte. Die von der Fortbewegung völlig befreiten werkzeug- und waffenbenutzenden Hände entlasteten das Gebiß in seiner Arbeit als Verteidigungswaffe und Nahrungsbeschaffer. So bildeten sich Schnauze und Eckzäh-

Abb. 25: Das Übergewicht der Hand in der Hirnrepräsentation im Vergleich zum übrigen Körper (n. V e r d a n).

ne zurück und es kam statt einem Hintereinander der Gesichtsabschnitte zu einem stockwerkartigen Übereinander. Erst die Waagerechtstellung des Schädels mit dem Wegfall der bremsenden Kräfte auf die Gehirnentwicklung löste eine geradezu stürmische Entfaltung des Großhirns mit Ausbildung des menschlichen Verstandes aus. Der nunmehr aufrecht sich bewegende, weit umherblickende, äußerst handfertige, erfindungsreiche, feuerbenutzende und in Familien und Sippen eng zusammenhaltende und verstän-

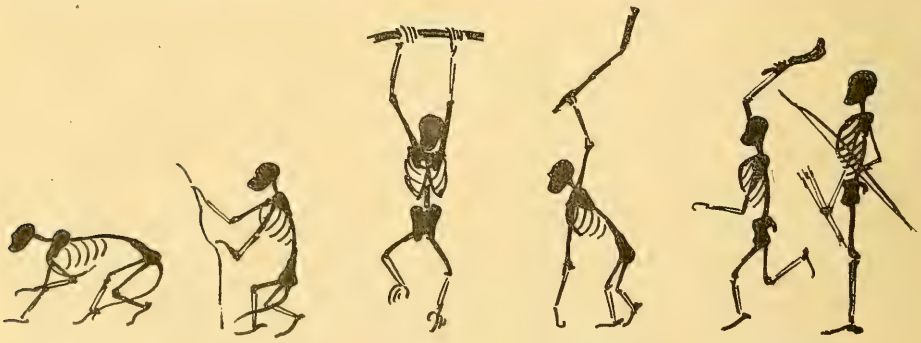


Abb. 26: Entwicklungslinie vom vierfüßigen Tieraffen über Dryopithecus, brachiatorischen Menschenaffen, im Hakenhandgang sich bewegenden Hominoiden, bipeden Australopithecinen, zum aufrechtgehenden Menschen.

digungsfreudige Summoprimate war damit Mensch geworden, was er nur den Leistungen seiner Sinnesgreifhände für das Auftreten von Fortschritten an den entscheidenden Abschnitten seiner Entwicklung zu verdanken hatte (Abb. 26).

Schrifttum

Ankel, F. (1970): Einführung in die Primatenkunde, Grundbegriffe der modernen Biologie Bd. 6. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Ardrey, R. (1970): Der Gesellschaftsvertrag. Das Naturgesetz von der Ungleichheit der Menschheit. Verlag F. Molden, Wien-München-Zürich.

Aschoff, V. (1971): Die Bedeutung der Kommunikation (Sprache und Schrift) bei der Menschwerdung. Akut, Stuttgart, 1 und 2/1971.

Bada, J., R. Schroeder & G. Carter (1974): New evidence for the antiquity of man in North America deduced from aspartic-acid racemization. Science, Washington, **184**, No. 4138, 791—793.

Baeyer, H. v. (1930): Der lebende Arm. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Benninghoff-Goerttler (1957): Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 1 & 3. Urban & Schwarzenberg, München.

Bing, R. (1917): Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmark-Diagnostik. Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien.

Braus, H. (1923): Anatomie des Menschen, Bd. 1, Bewegungsapparat. J. Springer Verlag, Berlin.

Brunlinger, R. (1972): Die Urbevölkerung der Kalahariwüste. Fernsehbericht im Zweiten Deutschen Fernsehen, Juli 1972.

Bunnell, S. (1944): Surgery of the Hand. J. B. Lippincott Comp., Philadelphia-London-Montreal.

Constable, G. & R. Soleki (1973): Der Mensch der Vorzeit, Bd. 3: Die Neandertaler. Time-Life-International N. V., Amsterdam.

Corning, H. (1914): Lehrbuch der topographischen Anatomie. Verlag Bergmann, Wiesbaden.

Dart, R. (1973): in Howell, F. & Time-Life-Redaktion: Der Mensch der Vorzeit, Bd. 2: Vom Menschenaffen zum Menschen. Time-Life-International N. V., Amsterdam, 1973.

Ditfurth, H. v. (1971): Klüger als 1000 Computer. Akut, Stuttgart, 4,/1971.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1967): Grundriß der vergl. Verhaltensforschung. Ethologie. R. Piper Verlag, München.

Fester, R. (1973): Die Eiszeit war ganz anders. Das Geheimnis der versunkenen Brücke nach Amerika. R. Piper & Co. Verlag, München.

Franzen, J. (1972): Der aufrechte Gang. Mit ihm begann die Evolution des Menschen. Kosmos, Stuttgart, **68**, 1—9.

Geldmacher, J. (1971): Bericht über die Handchirurgie im Rahmen der Handklinik Erlangen. Das neue Erlangen, Erlangen, Heft 23, April 1971, 1 ff.

Godall, J. (1963): My life among wild Chimpanzees. National Geographic, Washington, **124**, 272—308.

Gregory, W. (1916): Studies on the Evolution of the Primates, I. Bull. American Mus. Nat. Hist., New York, **35**, 339—355.

Heberer, G. (1968): Der Ursprung des Menschen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Heberer, G., (Herausgeber), (1959): Die Evolution der Organismen. 2. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Hennig, O. (1961): Die ältesten bildlichen Darstellungen von Allkampfszenen (Jiu-Jitsu). Festschrift für L. Zotz. Steinzeitfragen der Alten und Neuen Welt. Quartär, Erlangen, 1961, 207—217.

Hoepke, W. (1948): Das Muskelspiel des Menschen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Honoré, P. (1969): Es begann mit der Technik. Deutsche Verlagsanstalt Stuttgart.

Howell, F. (1973): Der Mensch der Vorzeit, Bd. 2: Vom Menschenaffen zum Menschen. Time-Life-International N. V., Amsterdam.

Huizinga, J. (1936): Im Schatten von morgen. Gotthelf Verlag, Bern, 3. Aufl.

Hyrtl, J. (1850): Lehrbuch der Anatomie, Wien.

Königswald, G. v. (1968): Probleme der ältesten menschlichen Kulturen. In: Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen (Herausgeber B. Rensch), 149—171. Verlag Hans Huber, Bern.

Kortland, A. (1962): Chimpanzees in the wild. Scientific American, New York, **206**, 128—138.

Kortland, A. (1968): Handgebrauch bei freilebenden Schimpansen. In: Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen (Herausgeber B. Rensch), 59—102. Verlag Hans Huber, Bern.

Kreuz, L. (1960): zitiert nach Zrebecky (s. dort).

Kügelgen, V. (1971): zitiert nach Geldmacher (s. dort).

Lange, M. (1956): Die menschliche Hand. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Lanz, T. v. & W. Wachsmuth (1935): Praktische Anatomie Bd. I/3: Arm und Bd. I/4: Bein. Verlag Springer, Berlin.

Leakey, L. (1965 & 1967): Olduwai Gorge. Vol. 1 und 2, University Press, Cambridge.

Leakey, R. (1973): Skull 1470. National Geographic, Washington, **143**, 819—829.

Linné, C. v. (1758): Systema naturae, 10. Ausgabe, Uppsala.

Lorenz, K. (1965): Über tierisches und menschliches Verhalten. 2 Bde. R. Piper Verlag, München.

Martin, P. & H. Wright Jr., Editors (1967): Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause. Yale University Press, New Haven and London.

Mollier, S. (1924): Plastische Anatomie. Bergmann Verlag, München.

Monod, J. (1971): Zufall und Notwendigkeit. R. Piper Verlag, München.

Morris, D. (1968): Der nackte Affe. Droemersche Verlagsanstalt Th. Knaur Nachf., München-Zürich.

Nachtigall, W. (1971): Biotechnik. Verlag Quelle & Meyer, Heidelberg. Universitäts-Taschenbücher (UTB) Bd. 54.

Napier, J. (1962): The evolution of the hand. Scientific American, New York, **207**, 56—62.

Napier, J. & P. Davies (1959): The forelimb skeleton and assosicated remains of *Proconsul africanus*. Fossil Mammals of Africa No. 16. Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Pilbeam, D. (1969): zitiert nach Sarich (s. dort).

Posnansky, M. (1968): The Praehistory of East Africa. In: Zamani: A Survey of East African History. Longmans of Kenia, Nairobi.

Prechtl, H. (1953): Die Kletterbewegungen beim Säugling. Monatsschrift für Kinderheilkunde, Berlin, **12**, 519—521.

Remane, A. (1952, 1954): Methodische Probleme der Hominiden-Phylogenie. Z. Morph. u. Anthrop., Stuttgart, **44**, 188—200 & **46**, 225—267.

Rensch, B. (1947): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Rhotert, H. (1952): Libysche Felsbilder. Darmstadt.

Rust, A. (1965): Über Waffen und Werkzeugtechnik des Altmenschen. K. Wachholz Verlag, Neumünster.

Sarich, V. (1969): Der Ursprung des Menschen aus immunologischer Sicht. Sonderheft Immunologie und Medizin. Triangel, Sandoz, Z. f. med. Wiss., Basel, **9**, 2, 55—60.

Schultz, A. (1968): Form und Funktion der Primatenhände. In: Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen (Herausgeber B. Rensch), 9—30. Verlag Hans Huber, Bern.

Thenius, E. (1909): Stammesgeschichte der Menschenartigen. Grzimeks Tierleben, Bd. 11, 55—56. Kindler Verlag A. G., München-Zürich.

Toeld, T. (1937): Untersuchungen der Skelettreifung der Hand. Atlas of Skeletal maturation. Mosby & Co., St. Louis.

Washburn, S. (1964): Classification and human evolution. Methuen & Co., London.

Weddell, G. (1960): zitiert nach Zrebecky 1960 (s. dort).

Weiner, J. (1971): Entstehungsgeschichte des Menschen. Enzyklopädie der Natur, Bd. 19, Royal Anthropologial Institut, London.

Weinert, H. (1930): Menschen der Vorzeit. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Wood, P. (1973): Der Mensch der Vorzeit, Bd. 5: Der Herr der Erde. Time-Life-International N. V., Amsterdam.

Zrebecky, G. (1960): Die Hand, das Tastorgan des Menschen, Beilegeheft der Zeitschrift für Orthopädie, Stuttgart, **93**, 4—20.

Anschrift des erstgenannten Verfassers:
Prof. Dr. med. Otto Hennig, 89 Augsburg, Gunterstraße 15

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG

MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

JUL 14 1975

HARVARD
UNIVERSITY

Neue und wenig bekannte asiatische Notodontidae

(Lepidoptera)

von

S. G. Kiriakoff

(Mit 5 Tafeln und 31 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 371—421	München, 15. Nov. 1974

Neue und wenig bekannte asiatische Notodontidae

(Lepidoptera)

von

S. G. Kiriakoff

(Mit 5 Tafeln und 31 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 371—421	München, 15. Nov. 1974

Neue und wenig bekannte asiatische Notodontidae

(Lepidoptera)

Summary. — Notes on Asiatic *Notodontidae (Lepidoptera: Notodontoidea)* in the Collections of the Zoologische Staatssammlung München, Dr. R. Bender, Saarlouis, E. Vartian, Wien, and Th. Witt, München, with descriptions of twelve new genera and thirty-two new species and subspecies.

Zusammenfassung: — Notizen über asiatische *Notodontidae (Lepidoptera: Notodontoidea)* aus der Zoologischen Staatssammlung München und den Sammlungen Dr. R. Bender, Saarlouis, E. Vartian, Wien, und Th. Witt, München, mit Beschreibungen von zwölf neuen Gattungen und zweiunddreißig neuen Arten und Unterarten.

Im vorliegenden Beitrag sind die von Dr. E. Diehl und anderen im Orientalischen Faunengebiet gesammelten *Notodontidae*-Arten aufgeführt unter Angabe ihrer bis jetzt bekannten Verbreitung. Als für die Wissenschaft neu sind zwölf Gattungen und zweiunddreißig neue Arten und Unterarten beschrieben. Das Material befindet sich, soweit nichts anderes angegeben, in der Zoologischen Staatssammlung München.

Das Material wurde von Herrn Dr. W. Dierl (Zoologische Staatssammlung München) freundlichst zur Verfügung gestellt, wofür ihm bestens gedankt sei. Ferner sei gedankt den Herrn D. S. Fletcher, A. Watson und W. H. T. Tams (British Museum, Natural History, London), sowie Herrn Dr. J. D. Holloway (welcher reiches Material auf dem Berg Kinabalu, Nordborneo gesammelt hat), für ihre freundliche Hilfe, während des Aufenthaltes des Verfassers im Britischen Museum zum Studium des dortigen Vergleichsmateriales.

Atornoptera gen. nov.

Palpen den oberen Augenrand erreichend, nach oben gebogen, mit kurzer aber dichter Behaarung und winzigem, verstecktem letzten Glied. Fühler zweireihig gekämmt (abgebrochen kurz nach der Basis) mit einem basalen Schopf. Beine mit mäßiger Behaarung; Hinterschiene mit zwei Paar Spornen. Hinterleib mit fächerförmigem Basalschopf. Vorderflügel schmal, mit schrägem, gezähnten Außenrand; Hinterflügel breit. Rippenbau: Im Vorderflügel: Rippe 2 von $^5/_6$ der Zellen abzweigend; 3 und 4 einander stark genähert; 5 schwach, aus der Mitte der DZ; Rippe 6 aus dem oberen Zellenwinkel, aus demselben Punkt mit 7, 10, 8+9. Im Hinterflügel: Rippe 2 etwas über $^2/_3$ der Zelle; 3, 4 fast aus einem Punkt; DZ eingebogen; 5 aus der Mit-

te derselben, schwach; 6, 7 kurz gestielt; 8 der Zelle bis zur Mitte genähert. Männliche Genitalien (Abb. 1): Uncus schmal, verlängert, mit parallelen Seiten und einem Terminalhaken; Gnathi, so lang wie zwei Drittel des Uncus, schmal, etwas gebogen. Tubus analis schmal. Valva schmal, in der Mitte etwas breiter, am Apex gerundet; dorsaler Teil breit an der Basis, mit einem schmäler werdenden Fortsatz, welcher spitz ausläuft und an der Innenseite fein gezähnt ist. Aedeagus ungefähr so lang wie $^3/_4$ der Valva, ziemlich kräftig, proximal erweitert, gebogen, mit löffelartig gestrecktem Terminalteil; Fultura inferior schwach differenziert. Saccus auf einem kurzen medianen Fortsatz reduziert.

Typus Generis: *Atornoptera discocellularis* spec. nov.

Die Gattung steht *Eutornoptera* Hampson habituell recht nahe, die männlichen Genitalien sind aber stark abweichend.

Atornoptera discocellularis sp. nov.
(Taf. I, Fig. 1)

Männnchen: Palpen graulichweiß mit schokoladebrauner Oberseite; Kopf und Thorax grau; Tegulae nach außen blasser; Kragen und Thoraxmitte etwas dunkler; Brust und Behaarung der Beine weißlich, vorne etwas grau angeflogen; Hinterleibsrücken schokoladegrau; Ende und Unterseite weißlich. Vorderflügel weißlich, schokoladebraun besprenkelt; Dorsalfeld stark schiefergrau gefärbt; Rippen schwärzlich, fein weißlich gerandet; ein prägnanter weißer DZ-Querstrich; innere Linie doppelt, undeutlich, braun, von $^1/_3$ der Costa nach $^1/_3$ des Dorsum laufend; äußere Linie sehr schräg, von $^4/_5$ der Costa bis nahe der inneren Linien am Dorsum, aus chokolade-umber-

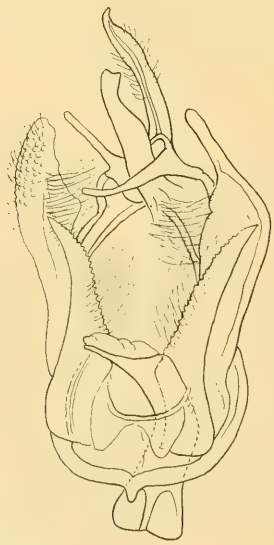


Abb. 1: *Atornoptera* gen. nov., *discocellularis* sp. nov.

braunen Flecken bestehend, von einer Doppelreihe schwarzer und weißer Rippenfleckchen gefolgt; Fransen weißlich, an den Rippenenden braungefleckt. Hinterflügel mitteldunkel sepiabraun; Fransen mit weißlichen Enden. Vorderflügellänge 20 mm.

Holotypus, ♂: Sumatra, Dolok Merangir, 1967 (leg. E. Diehl). Paratypen: ♂♂: Sinatar 1200 m, Holzweg 3, 17. XII. 68 (2♂♂); 30 km SW Siantar 1060 m, 22. XII. 68 Holzweg 2 (1♂); ibid., 20. IV. 69 (1♂) (coll. R. Bender) (alle leg. E. Diehl).

Tolmiana gen. nov.

Palpen den oberen Augenrand etwas überragend, nach oben gebogen, mit dichter aber ziemlich kurzer Behaarung, und winzigem, stumpfem letzten Glied, Fühler bis zur Costamitte reichend, bis etwas über die Mitte doppelt kammzähnig; basaler Schopf breit, dreiteilig, in der Mitte den Vertex berührend; Kragen stark behaart und erhaben; ein aufgerichteter Schopf auf dem Metathorax; Beinbehaarung dicht aber kurz, ausgenommen der der Hintertibien, welche zwei Paar Spornen tragen. Letzter Hinterleibsring mit kurzen Seitenschöpfen. Flügel mäßig breit; Costa der Vorderflügel bis nahe dem Apex gerade, letzterer abgerundet; Termen schräg, schwach ausgebogen; Rippe 2 bei $^{6}/_{7}$ der Zelle abzweigend; 3, 4 geschieden; 5 oberhalb der DZ-Mitte; 6 aus dem oberen Zellwinkel; Areole gestreckt und sehr schmal, länger als ein Drittel des Abstandes Zellende/Apex; 7, 8+9 und 10 aus dem Areolenende. Im Hinterflügel: Rippe 2 von $^{5}/_{6}$ der Zelle; 3, 4 fast aus einem Punkt; DZ sehr schräg; 5 etwas oberhalb der DZ-Mitte; 6, 7 bis fast zur Hälfte gestielt; 8 mit der Zelle nahe der Basis für ein kurzes Stück anastomosierend.

Männliche Genitalien (Abb. 2): Uncus von der Basis an gegabelt, mit schmalen, gebogenen, vor dem Ende schwach verbreiterten, am Ende wieder schmalen Fortsätzen; Gnathi fehlend. Valva schmal, vor allem distal; in der Mitte und am Apex ein stumpfer Zahn. Aedeagus ungefähr so lang wie

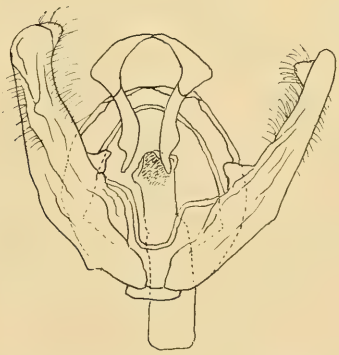


Abb. 2: *Tolmiana* gen. nov., *cyanosticta* sp. nov.

3/4 der Valva, ziemlich robust, kaum gebogen; Fultura inferior fast viereckig. Saccus ganz kurz, eckig.

Typus Generis: *Tolmiana cyanosticta* sp. nov.

Eine alleinstehende Gattung; den äußeren Merkmalen nach steht sie noch am nächsten *Destolmia* aus Australien (deshalb auch der Gattungsname *Tolmiana)*; diese Ähnlichkeit ist aber nur oberflächlich, auch die männlichen Genitalien sind ganz sui generis.

Tolmiana cyanosticta sp. nov.
(Taf. I, Fig. 2)

Männchen: Kopf und Thorax oben weißlich, schokoladebraun besprenkelt; Palpen oben dunkel schokoladebraun, wie auch die Stirn, die Augengegend und der Kragen; letzterer weißgerandet; Tegulae mit dunkelbrauner subterminaler Linie; Thoraxmitte schwärzlichbraun; der aufgerichtete Schopf dunkelschokoladebraun, weißlich gerändert. Hinterleib an der Basis dunkel schwarzbraun, weiter dunkel graubraun; die beiden letzten Ringe stark blaßgelblich besprenkelt. Grundfarbe der Vorderflügel neapelgelb mit Seidenglanz, rein an der Basis, längs der Costa und auf einem Dreieck distal der DZ, sonst mehr oder weniger umberbraun besprenkelt; Costa und Dorsum weißgefleckt, am Dorsum schwächer; ein kurzer schwarzer Basalstrich welcher die reingelbe Binde begrenzt; innere Linie schräg, aus schwarzen Möndchen, doppelt, weißlich gefüllt, die Costa nicht erreichend; Raum zwischen der Basis und der inneren Linie schwärzlich besprenkelt, der schwarze basale Strich aber schmal gelblich gerandet; DZ-Ecken mit je einem Häufchen aufgerichteter Schuppen; eine undeutliche postmediane Möndchenreihe von 2/3 der Costa bis 2/3 des Dorsum; äußere Linie von 4/5 der Costa nach 3/4 des Dorsum laufend, doppelt, aus Möndchen, teilweise weißlich gefüllt; das Möndchen im Zwischenraum II größer und mit einem weißen Möndchen davor; distal davon, eine etwas eingebogene Reihe schwarzer Pünktchen, von einer geraden Reihe blaugrauer, distal rahmweiß gerandeter Flecken gefolgt; im Zwischenraum II ein viereckiger rahmweißer Fleck; Subterminallinie aus schwarzen Möndchen; Fransen rahmfarbig, schokoladebraun gefleckt. Hinterflügel sepiabraun, nicht sehr dunkel, an der Basis blasser und gelber, Diskalbinde undeutlich, dunkler; Fransen wie am Vorderflügel, jedoch die Fransenenden weißlich. Vorderflügellänge 17 mm.

Holotypus ♂: Sumatra, 30 km SW Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 26. XII. 68 (E. Diehl). Paratypen: ibid., 24. VII. 68 (1♂ ibid., 5. VI. 70 (5♂♂); Siantar 1200 m Holzweg 3, 6. IX. 69 (2♂♂); Dolok Merangir 17. XII. — 29. IX. 67 (1♂) (coll. R. Bender) (alle leg. E. Diehl).

Grangulina gen. nov.

Rüssel gut entwickelt. Palpen kurz, den oberen Augenrand nicht erreichend, mehr oder weniger gerade nach vorne gestreckt, dick, mit kurzer Behaarung und winzigem letzten Glied. Fühler doppelt gekämmt, Kammzähne $^2/_3$ des Fühlers erreichend; Basalschopf vorhanden. Beine mit mäßiger Behaarung; Hintertibien mit zwei Paar kurzer Spornen. Hinterleibbasis mit kleinem fächerförmigen Schopfe. Vorderflügel ziemlich schmal, mit gerundetem Apex und schrägem, ausgebogenen Termen. Rippe 2 bei $^5/_6$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 gut getrennt; 5 etwas oberhalb der DZ-Mitte; Areole schmal; 6 nahe ihrem Ende entspringend; 7, 8 + 9 und 10 aus dem Ende der Areole. Im Hinterflügel Rippe 2 nahe der Zellecke; 3, 4 aus einem Punkt; 5 aus der Mitte der DZ, schwach; 6, 7 kurz gestielt; 8 mit dem Zellenrande bis nahe ans Zellende anastomosierend.

Männliche Genitalien (Abb. 3): Uncus ziemlich breit, länglich elliptisch; X. Sternit sehr breit und kurz; Basen der Gnathi stark lateral erweitert; Gnathi sehr langgestreckt, doppelt so lang wie der Uncus, C-förmig gebogen; Apex etwas erweitert und stark behaart. Tubus analis schmal, häutig. Valva proximal breit, gegen das letzte Drittel aber schmäler werdend. Aedeagus ungefähr $^3/_4$ so lang wie die Valva, robust, proximal löffelartig erweitert, distal eine Art Teller bildend, mit teilweise gezähntem Rand; Vesica ebenfalls teilweise gezähnt; Fultura inferior meistens häutig. Saccus kaum ausgebildet.

Typus Generis: *Grangulina sumatrana* sp. nov. Eine weitere Art wird in vorliegendem Beitrag auch beschrieben: sie kommt in Nepal vor. Habituell erinnert die neue Gattung an die Gattungen *Antiphalera* und *Epistauropus*. Die männlichen Genitalien stehen aber denen von *Grangula* am nähesten.

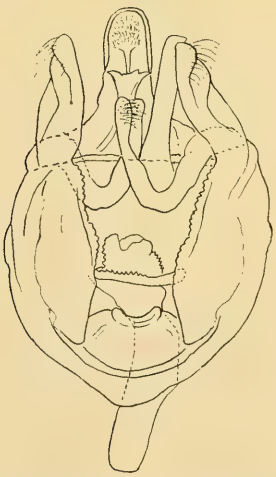


Abb. 3: *Grangulina* gen. nov., *sumatrana* sp. nov.

Grangulina **sumatrana** sp. nov.
(Taf. I, Fig. 3)

Männchen: Palpen tief kastanienbraun; Kopf und Kragen rehfarbig; letzterer mit kastanienbraunen Seiten und Rand; Thoraxrücken grau, kastanienbraun gemischt; Kehlgegend und Vorderbrust tief kastanienbraun; Unterseite und Beine blaß rehfarben; Tarsen mit einer kastanienbraunen Binde; Basalschopf des Hinterleibes tief kastanienbraun; Hinterleib graulich-rehfarben, distal dunkelgrau werdend; Ende rahmfarbig. Vorderflügel blaß rehfarben, matt kastanienbraun gesprenkelt und gefleckt; Dorsum an der Basis rahmfarbig; Subbasallinie schwärzlich kastanienbraun, gezähnt, die blaß ockergraue Basis abgrenzend; zwischen der Subbasal- und Innenlinie mehrere schwarze Punkte, einer davon ziemlich prägnant an der Costa, zwei direkt unterhalb der Zelle, und einer in der dorsalen Falte; innere Linie undeutlich doppelt, dunkel kastanienbraun, breiter und einfach unterhalb der Mittelzelle, von 1/3 der Costa bis 2/5 des Dorsum laufend und unterhalb der Basis von Rippe 2 von einem schwarzen Punkt gefolgt; Zellen- und DZ-Zeichen (die sogen. „typische Flecken") rötlich kastanienbraun, blaß gelblich rehfarben gerandet; Mittellinie kastanienbraun, von der DZ-Gegend nach 2/3 des Dorsum laufend, aus Möndchen bestehend; diese unterhalb der Zelle gelblich gerandet, auf dem Dorsum bis Rippe 2 von einem matt kastanienbraunen Wölkchen gefolgt; äußere Linie ungefähr 2 mm von der Mittellinie, auf den Rippen dunkler, distal blaß rehfarben gerandet, von einer purpurgrauen Linie gefolgt; diese zu einem subcostalen Fleck und einem Dreieck am Tornus verbreitert, distal blaß rehfarben gerandet; Costa im distalen Drittel gelblich gefleckt; Terminalfeld mit einer Reihe kastanienbrauner Kommata; Terminallinie dunkel kastanienbraun, in den Zwischenräumen etwas verbreitert; Fransen blaß rehfarben, dunkel kastanienbraun gefleckt. Hinterflügel gelblich umbergrau mit blaß gelblicher Basis; Terminallinie braun; Fransen rahmfarbig, Grundfarbe gefleckt. Vorderflügellänge 20 mm.

Holotypus, ♂: Sumatra sept., Deli, Dolok Merangir 180 m, IX. 70 — 1. 71 (leg. E. Diehl). Allotypus: ♀ Sumatra sept., Prapat, 3. XII. 72 (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender). Paratypen: Dolok Merangir aus allen Monaten 1966—1970 (22♂♂ ZSM, 17♂♂ coll. R. Bender); Brastagi 17. III. 66 (1♂); Siantar 1200 m Holzweg 3, 20. IV. 68 (4♂♂); 30 km SW Siantar 1050 m, Holzweg 2, 22. V. 68 (1♂), Prapat 3. XII. 72 (1♂ coll. R. Bender) (alle leg. E. Diehl).

Grangulina **montana** sp. nov.

Männchen: Palpen sehr dunkelbraun; Kopf, Kragen, Thoraxrücken schwärzlichbraun; Vorderbrust ebenso, Rest der Thoraxunterseite graulichbraun; Tarsen braun und gelblich geringelt; der kleine basale Hinterleib-

Abb. 4: *Grangulina* gen. nov., *montana* sp. nov.

schopf schwärzlichbraun; Hinterleib dunkel graubraun; Unterseite sehr blaß gelblichbraun. Vorderflügel graulich sepiabraun; ein subbasaler blaß roter Costalfleck und ein gleicher am Dorsum; innere Linie schwarz, proximal blaß gerändert, von etwas über 1/4 der Costa nach der Mitte des Dorsum laufend, schwach gezähnt; Zellen und DZ-Zeichen stark genähert, rötlich, oval mit dunkleren Zentren; äußere Linie schwarz, wellig, distal blaß gerandet, etwas über 2/3 der Costa laufend, gerade bis Rippe 5, dann ausgebogen bis Rippe 2 und endlich eingebogen, das Dorsum in der Nähe des Tornus erreichend; davor ein roter Fleck im Zwischenraum II—IV, proximal von einer rötlichbraunen gezähnten Linie gerandet; Terminalfeld etwas rötlicher gefärbt, mit einer Reihe eckiger schwarzer Kommata; Terminallinie schwarz, unterbrochen; Fransen mit blasser Basis. Hinterflügel hell sepiabraungrau mit blasserer Basis; Fransen wie im Vorderflügel. Vorderflügellänge 20 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 4): Von denen der typischen Art wie folgt abweichend: Gnathi viel kürzer, ungefähr fingerförmig. Aedeagus viel robuster, ungefähr so lang wie die Valva; sein terminaler Teil breiter und stärker gezahnt.

Holotypus, ♂: Nepal, Kathmandu Valley, Godavari 1600—1800 m, 6. VIII. 67 (leg. W. Dierl und W. Schacht). Paratypus: ♂ ibid., 3. VIII. 67.

Obgleich diese neue Art von *G. sumatrana* in der Genitalien-Armatur durch den stark verschiedenen Bau der Gnathi abweicht, und obgleich das Tier auch geographisch und ökologisch (als ein Bergbewohner, während *G. sumatrana* im Flachlande und im Mittelgebirge vorkommt) divergiert, ist der Verfasser der Ansicht, keine eigene Gattung dafür errichten zu müssen. In den meisten Beziehungen stehen doch beide Arten recht nahe zueinander, so daß eine gemeinsame Gattung mindestens vorläufig richtig scheint.

Gargetta nagaensis Hampson

Dolok Merangir, 180 m, 23. V. 69 (leg. E. D i e h l).
Terra typica: Naga Hills, weitere Fundorte: Sumatra, Celebes.

Porsica ferreopicta Hampson

Dolok Merangir, 180 m, 14. X. 69 (leg. E. D i e h l).
Terra typica: Ceylon. Bis jetzt aus Indonesien nicht bekannt.

Stictogargetta umbrina sp. nov.
(Taf. I, Fig. 4)

M ä n n c h e n : Fühler graubraun; Palpen proximal rahmfarbig, distal schwärzlich; Kopf blaß umberbraun mit einem dunkelbraunen Fleck am Vertex; Kragen blaß umberbraun mit braunem Mittelstrich; Thoraxrükken etwas blasser; Unterseite blaß bräunlich; Beine oben braun gestreift; Hinterleib blaß umberbraun, an der Basis wie der Thoraxrücken. Vorderflügel blaß umberbraun mit einem basalen rahmweißlichen Fleck unterhalb der Mittelzelle, distal von einem viereckigen dunkelbraunen Fleck begrenzt; Vorderrand dunkelbraun gefleckt; ein winziger schwarzbrauner Fleck unterhalb der Mittelzelle im weißlichen Felde; innere Linie aus gleichen Fleckchen bestehend, etwas ausgebogen; distaler Teil der Mittelzelle mit zwei braunen Querlinien, am rechten Flügel mit einem Vorderrandfleck verbunden; fast unmittelbar dahinter, das dunkelbraune, orange umzogene Querrippenzeichen; äußere Linie ausgebogen, aus winzigen Fleck-

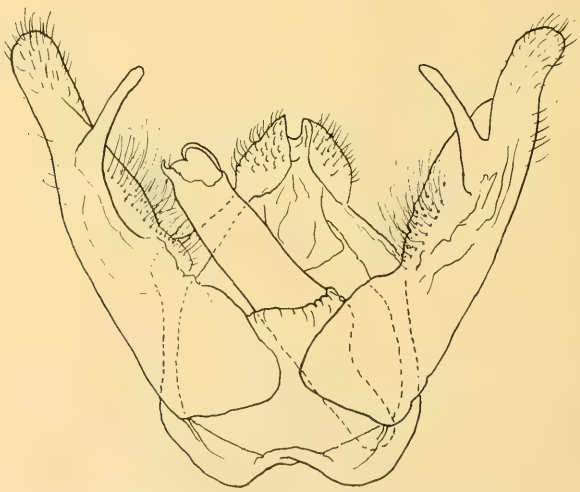


Abb. 5: *Stictogargetta umbrina* sp. nov.

chen bestehend, distal blaß rahmweißlich gerandet; Apikalteil braun angeflogen; Rippen im Terminalfeld schwärzlich, unterbrochen von einer blassen, unregelmäßigen Subterminallinie; Terminallinie schwarz, unterbrochen; Fransen rahmweißlich. Hinterflügel graubraun mit dunklen Rippen, an der Basis und im Analfelde blaß graulich rahmfarbig; Terminallinie schwarz; Fransen rahmfarbig mit grauer Mittellinie. Vorderflügellänge 15 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 5): Uncus kurz, zweilappig; Gnathi fehlend. Vinculum ziemlich breit. Valva gestreckt, proximal breit, nach und nach verjüngt, mit abgerundetem Apex; Valvula mit einem schlanken, schrägen Fortsatz. Aedeagus etwas kürzer als die Valva, proximal löffelförmig, robust; Fultura inferior großenteils häutig. Saccus kurz, breit zweilappig.

Holotypus, ♂: NO-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 16. VII. 1969 (leg. E. Diehl). Steht *S. albimacula* Hampson am nächsten, ist aber deutlich kleiner, viel blasser gefärbt, mit ziemlich prägnantem dunklem Fleck oberhalb des Hinterrandes.

Roepkeella tornalis sp. nov.
(Taf. I, Fig. 5)

Männchen: Fühler bräunlich; Palpen schwarzbraun mit blassen Enden und Innenseite; Vertex weißlich in der Mitte, sonst bräunlich; Kragen schwärzlichbraun; Thoraxrücken hell umberbraun; Prothorax mit zwei weißlichen Punktfleckchen; Unterseite bräunlichgrau; Beine brauner; Hinterleib braungrau. Vorderflügel trüb umberbraun; Vorderrand etwas blasser, undeutlich dunkel gefleckt; innere Linie doppelt, leicht gewellt, senkrecht; Zelle mit einem subterminalen doppelten weißen Fleck; ein weißer Fleck an der unteren Zellenecke; Mittelfeld mit einem undeutlichen dunklen Schatten; äußere Linie nur dorsal deutlich, sonst aus Pünktchen bestehend, mit dem Außenrand fast parallel; distal davon, eine Reihe dunkler Fleckchen; Tornus mit einem schwarzen Fleck; davor ein heller Fleck; eine subterminale Reihe schwarzer Punkte, welche gegen dem Apex größer und kommaförmig werden und einen weißen Fleck einschließen; Fransen etwas rostfarbig. Hinterflügel graulich umberbraun. Vorderflügellänge 18,5 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 6): Uncus länglich, distal verjüngt, in eine Spitze auslaufend; Gnathi nur wie ein Drittel des Uncus lang, schmal, wenig gebogen. Vinculum schmal. Valva proximal sehr breit, progressiv verjüngt, ohne Harpen. Aedeagus ungefähr so lang wie zwei Drittel der Valva, sehr robust, mit subterminalem, lateralem dreieckigen Fortsatz; Distalrand erweitert, mit kurzem lateralem krallenförmigem Fortsatz; Fultura inferior proximal häutig, distal sklerotisiert, median breiter und langgestreckt, mit der Valvenbasis verbunden. Saccus nicht differenziert.

Holotypus, ♂: NO-Sumatra, Dolok Merangir 13. VII. 67 (leg. E. Diehl). Paratypen, 1♂ Atjeh 1972 (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender); 1♂ Dolok Merangir, 180 m, 13. VII. 62 (leg. E. Diehl).

Abb. 6: *Roepkeella tornalis* sp. nov.

Steht der *R. fuscicollis* Gaede recht nahe, ist aber viel grauer, ohne die rostroten Töne; Tornus mit einem blassen Fleck von einem schwarzen Fleck gefolgt.

Phalera procera Felder

Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—11. IX. 70 (leg. E. D i e h l).
Weitverbreitet: India, Birma, Indochina, Malaysia, Borneo. Bis jetzt aus Sumatra nicht erwähnt.

Turnaca acuta Walker

Dolok Merangir, 150 m, VII.—VIII. 69 (leg. E. D i e h l).
Terra typica: India. Auch Malaysia und Indonesien.

Poncetia albistriga sphingoides van Eecke

Nordsumatra, Holzweg 1, zwischen Siantar und Prapat, 1000—1200 m, e. l., 11. VIII. 68 (leg. E. D i e h l).
Diese Unterart kommt in Java und Sumatra vor.

Norraca formosicola Strand

Dolok Merangir, 15. XII. 67—26. II. 68 (leg. E. D i e h l).
Aus Taiwan beschrieben. Kommt auch in Java und Sumatra vor. Wahrscheinlich weitverbreitet.

Norraca lativitta Walker

Dolok Merangir, 150 m, 8. VI. 67 (leg. E. D i e h l).
Indonesien: Borneo, Sumatra, Java.

Ceira armata sp. nov.
(Taf. II, Fig. 1)

Männchen: Allgemeine Färbung blaßgelb; Fühler bräunlich; Palpen oben braun; Kopf, Kragen und Wurzel der Tegulae umberbraun; Beine oben braun gestreift; Hinterleib etwas orange angeflogen. Vorderflügel mit einem umberbraunen Strich von der Wurzel bis zum Apex, reicht bis an die Querrippe, dann etwas breiter und gebogen; Wurzel der Rippen 2, 3 und 4 auch umberbraun; eine schwache umberbraune Besprenkelung in der basalen Hälfte, stärker dorsal; eine äußere Linie von Pünktchen auf den Rippen; Dorsalrand fein braun, breiter in den distalen $^2/_3$, und mit einem deutlichen länglichen Fleck im Zwischenraume I; eine schwache schräge subterminale Linie davon bis Rippe 4, von einer Reihe winziger subterminaler Pünktchen gefolgt; in der tornalen Gegend Fransen etwas bräunlich. Hinterflügel etwas gelblicher. Vorderflügellänge 19 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 7): Uncus und Gnathi wie bei der typischen Art. Valva terminal verjüngt und gestreckt. Aedeagus robust, proximal stark verbreitert, mit distaler, schnabelförmiger Erweiterung; terminal eine Reihe (3—8) kurzer Dornen; Vesica mit einem großen Flecke nadelförmiger Cornuti; Fultura inferior schwach differenziert. Saccus ganz kurz abgerundet. Sternit des VIII. Urites wie bei den Nachbararten.

Holotypus, ♂: NO. Sumatra, Deli, Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—1. IX. 1967; Paratypus, ♂: ibid., 26. VI. 1968 (beide leg. E. Diehl).

Saliocleta nannion sp. nov.
(Taf. II, Fig. 2)

Männchen: Antennen fein gezähnelt. Tornus der Vorderflügel etwas weniger angedeutet als bei dem Typus Generis, *S. nonagrioides* Walker.

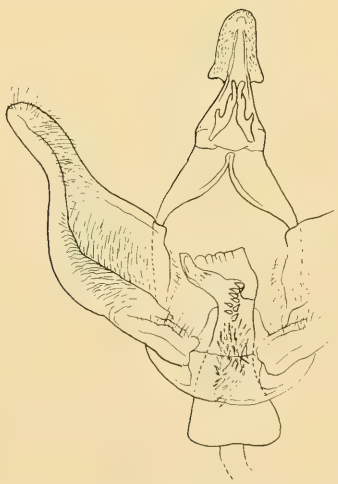


Abb. 7: *Ceira armata* sp. nov.

Antennen, Palpen, Kopf, Thorax und Abdomen blaß strohgelb; Pectus, Behaarung der Beine und Bauchunterseite noch blasser, fast weißlich. Vorderflügel gelblichweiß, blaß umberbraun punktiert und benebelt; innere Linie besteht aus zwei oder drei schwärzlichen Pünktchen, das Dorsum nicht erreichend, aber mit einem Punkt auf der Analen; äußeren Linie aus schwärzlichen Punkten gebildet, von $^4/_5$ der Costa nach $^2/_3$ des Dorsums verlaufend, von der Costa bis Ader 4 ausgebogen, von dort ab gerade und schräg nach innen gerichtet; terminale Linie aus schwarzen Punkten; Fransen mit einer basalen hell umberbraunen Linie. Hinterflügel heller. Unterseite beider Flügel gelblichweiß. Länge der Vorderflügel 16,2 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 8): Uncus ziemlich länglich, mit parallelen Seiten und abgerundetem Terminalrand. Gnathi schmal, gebogen, ohne den breiten mittleren Fortsatz wie bei *S. nonagrioides*. Valva breit basal, aber schnell verschmälert. Aedeagus basal sehr kräftig, distal etwas schmäler, mit einem terminalen Haken welcher bei dem Typus Generis fehlt; Vesica mit starker Bezahnung, während sie bei *S. nonagrioides* unbewaffnet ist.

Viel kleiner und blasser als *S. nonagrioides*, ohne deutliche schwarze Fleckchen über dem größten Teil der Vorderflügel vor der äußeren Linie.

Holotypus, ♂: Sumatra sept., Deli, Dolok Merangir, 180 m, 20. V. 66 (leg. E. Diehl). Paratypen ♂: ibid., 7♂♂ ibid. (coll. R. Bender).

Pseudoturnaca samarinda Kiriakoff

Sumatra, 2. VI. 68.
Aus Borneo beschrieben. Bis jetzt aus Sumatra nicht erwähnt.

Ambadra rafflesi rufescens Gaede

30 km SW Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 11. XII. 68 (leg. E. Diehl).
Terra typica: Sumatra.

Abb. 8: *Saliocleta nannion* sp. nov.

Hypambadra gen. nov.

Rüssel reduziert; Fühler ungefähr halb so lang wie die Costa, auf etwas mehr als $^2/_3$ der Länge bipektinat, längste Äste ungefähr 5× so lang wie der Schaft breit ist; Palpen aufgerichtet, über die Stirn reichend, das 3. Glied ganz kurz, knopfförmig; Femora und Tibien lang behaart; Hinterleib mit dorsalen Schöpfen. Vorderflügel länglich und schmal; Vorderrand fast gerade; Apex etwas abgerundet; Außenrand sehr schräg, etwas gewellt, kürzer als $^1/_2$ des Hinterrandes; Tornus fast nicht differenziert; Hinterrand fast gerade. Rippenbau: Rippe 2 von $^3/_4$ der Mittelzelle abzweigend; 3 und 4 stark einander genähert; 5 aus der Mitte der Querrippe; Areole fehlt; 6 mit dem Stiel von 7, 10, 8 und 9 kurz gestielt. Hinterflügel breit; Vorderrand in der proximalen Hälfte etwas gewölbt; Außenrand breit abgerundet; Hinterrand mit einer Franse langer Haare. Rippenbau: Rippe 2 von $^4/_5$ der Mittelzelle abzweigend; 3 und 4 gut getrennt; 5 aus der Mitte der Querrippe, schwach; 6 und 7 auf etwas mehr als $^2/_5$ ihrer Länge gestielt; 8 der Mittelzelle ein Stück genähert.

Männliche Genitalien (Abb. 9): Uncus ziemlich kurz, gegen das Ende verjüngt, terminal etwas gespalten; kurz nach der Wurzel ein gebogener Fortsatz; Gnathi kurz, ziemlich robust, gebogen. Vinculum schmal. Valva verhältnismäßig kurz, lappenförmig, mit breiter Basis, schwach sklerotisiert. Aedeagus etwas kürzer als der Sacculus, robust, schwach gebogen, mit

Abb. 9: *Hypambadra speculigera* sp. nov.

einem kleinen terminalen Fortsatz; Fultura inferior an den distalen Ecken hornförmig gestreckt. Saccus ganz rudimentär. Sternit des VIII. Urites proximal abgerundet, mit zwei dornförmigen, kaudal gerichteten Fortsätzen; Distalrand etwas gestreckt, in der Mitte ausgebuchtet.

Typus-Art: *Hypambadra speculigera* sp. nov.

Die neue Gattung gehört der *Pydna*-Gruppe an und zwar in die Nähe der Gattung *Ambadra* Moore, obwohl die männlichen Genitalien stark abweichend sind. In der *Pydna*-Gruppe finden wir übrigens eine große Variabilitätsbreite in den männlichen Kopulationsorganen (cf. K i r i a k o f f, Bull. Ann. Soc. R. ent. Belg. Bruxelles, 1962, 98).

Hypambadra speculigera sp. nov.
(Taf. I, Fig. 6)

M ä n n c h e n: Fühler hell rötlichbraun; Basalschopf weißlich, terminal umberbraun; Palpen weißlich; oben umberbraun; Kinn und Kehle weiß und schokoladebraun gemischt; Thorax oben schokoladegrau; Tegulae und Metathorax blasser und grauer; Brust und Vorderbeine wie die Oberseite; Seiten und übrige Beine gelblichweiß; Tarsen braun und weiß geringelt; Hinterleib umberbraun mit weißlichen Segmentenbasen und gelblichweißer Unterseite. Vorderflügel umberbraun weißlich, sehr fein gesprenkelt; dorsales Areal und Mittelzelle dunkler, mehr vandyckbraun; oberer Zellenteil und ein länglicher Fleck unterhalb der Zelle rötlich schokoladebraun; der letzte von einem ovalen weißlichen Fleck gefolgt; Querrippenstrich und die Rippen im distalen Teile der Flügel weiß; Vorderrand im distalen Teile der Flügel dunkelbraun gefleckt; äußere Linie sehr undeutlich, doppelt, dunkelbraun; ein schwärzlicher Strich um Rippe 3; Rippen 5 und 6 distal schwarz gefleckt; Fransen basal weißlich, sonst vandyckbraun. Hinterflügel umbergrau, mit undeutlichen weißlichen terminalen Flecken; Fransen weißlich basal, sonst umbergrau. Vorderflügellänge 21 mm.

H o l o t y p u s, ♂: Nord-Sumatra, 30 km SW Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 28. VII. 1968 (leg. E. D i e h l).

Suriga suriga Schaus

Dolok Merangir, 180 m, IX. 70—I. 71 (leg. E. D i e h l).

Terra typica: Mindanao, auch aus Celebes erwähnt, aber nicht aus Sumatra.

Pydnella galbana Swinhoe

30 km SW Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 3. X. 69 (leg. E. D i e h l).

Aus Sikkim beschrieben. Weitere Fundorte sind dem Verfasser unbekannt.

Pydnella rosacea monticola Roepke

Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—1. IX. 67 (leg. E. D i e h l).

Aus Java beschrieben. Wahrscheinlich ist *monticola* Roepke die indonesische Unterart von *P. rosacea*.

Pantanopsis gen. nov.

Rüssel reduziert. Palpen kurz, kegelförmig, aufgerichtet. Fühler bis zum Ende doppelgekämmt; längste Kammzähne ungefähr 5mal so lang wie der Durchmesser des Schaftes. Beine mit kurzer Behaarung; Hinterschienen mit ein Paar Spornen. Vorderflügel mäßig breit; Costa sehr schwach gebogen; Apex spitz; Termen regelmäßig gerundet; Dorsum schwach ausgebogen. Rippe 2 von $^4/_5$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 gut getrennt; 5 etwas oberhalb der Mitte der DZ; keine Areole; 6 mit 7, 8 und 9 sehr kurz gestielt, aus der oberen Zellecke; 10 aus dem oberen Zellenrand, nahe der Ecke. Im Hinterflügel, Rippe 2 etwas über $^3/_4$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 ganz stark genähert; 5 schwach, aus der Mitte der DZ; 8 mit der Mittelzelle bis nahe den Ecken verschmolzen.

Männliche Genitalien (Abb. 10): Uncus ganz kurz, zweilappig; Gnathi kurz und schmal. Vinculum sehr schmal. Valva verhältnismäßig kurz, schmal, am Apex etwas eingebogen. Aedeagus etwas länger als die Valva, robust, aber mit dem letzten Viertel stark verjüngt; in der Mitte ein großer Cornutus, und ein Paar kleinere, subterminale; proximal, ein langer (um $^1/_4$ länger als der Aedeagus), schlanker Fortsatz, am Ende löffelförmig erweitert; Fultura inferior breit. Saccus kurz, mit zwei längeren, lappenförmigen Fortsätzen. Typus Generis: *Pantanopsis diehli* sp. nov.

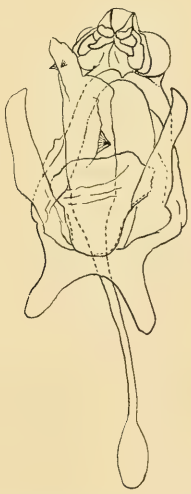


Abb. 10: *Pantanopsis* gen. nov., *diehli* sp. nov.

Diese merkwürdige Gattung erinnert an *Liparopsis* Hampson und an eine kleine Lymantriide — deshalb der Name *Pantanopsis*. Die männlichen Genitalien sind aber recht verschieden und für diese neue Gattung sehr charakteristisch.

Pantanopsis diehli sp. nov.
(Taf. II, Fig. 3)

Palpen blaßbraun, das letzte Glied dunkelbraun. Stirn weiß. Oberkopf bräunlichweiß; Kragen graubraun; Thoraxrücken, Brust und Beine weißlich; Brust vorn braun getönt; Tarsen braun gefleckt; Hinterleib basal bräunlichweiß, distal weiß; Analschopf bräunlich. Flügel weißlich. Vorderflügel etwas braun gesprenkelt; ein subbasaler rundlicher Fleck aus starker brauner Sprenkelung, proximal und distal von einer sepiabrauner Linie begrenzt; distale Begrenzung weiter noch orange und braun gerandet; ein subapikaler dreieckiger Fleck aus starker brauner Sprenkelung; Fransen braungefleckt. Hinterflügel mit feiner brauner Sprenkelung ausschließlich subapikal im Costalfelde; ein dreieckiger brauner Apikalfleck, Rippe 6 erreichend und sich längs des Termen als eine Randbinde aus schwachbrauner Sprenkelung fortsetzend; Terminallinie bräunlich; Fransen weiß, apikal mit braunen Enden. Vorderflügellänge 10 mm.

Holotypus, ♂: Sumatra sept., Deli, Dolok Merangir, 180 m, 11. X. 69 (leg. E. Diehl).

Paratypus, ♂: Kebon Balok, NW von Medan, NO-Sumatra, 12. X. 69 (leg. E. Diehl), (coll. R. Bender).

Quadricalcarifera nigribasalis tropica ssp. nov.
(Taf. II, Fig. 4)

Unterscheidet sich von typischen Stücken der *Q. nigribasalis* Wileman aus Taiwan durch eine im allgemeinen blässere Färbung. Methathorax mit weißem, caudal dunkelbraungerandetem Fleck. Grundfarbe weiß, schwach dunkelbraun gesprenkelt; Zeichnungen dunkelbraun. Hinterflügel weiß, nicht braun wie bei der Nominatrasse; Costalfeld mit zwei Querbändern aus dunkelbrauner Sprenkelung. Vorderflügellänge 20 mm.

Männliche Genitalien: Von denen von *Q. n. nigribasalis* nicht verschieden.

Holotypus, ♂: Sumatra, Dolok Merangir, 12. V.—8. VI. 67 (leg. E. Diehl).

Paratypen: Dairi, NO-Sumatra, 1600 m, I. X. 70—I. 71 (5♂♂); Doulou bei Brastagi, 1200 m, 6. VI. 68 (1♂); Dolok Merangir 180 m, 8.—29. XI. 70 (1♂) (coll. R. Bender), (alle leg. E. Diehl).

Quadricalcarifera eusebia sp. nov.
(Taf. III, Fig. 1, 2)

Männchen und Weibchen: Palpen blaß rehfarben; Oberseite der Palpen und periokuläre Gegend dunkelschokoladebraun; Kopf und Thorax-

rücken weißlich grau; Kopfschöpfe, Enden der Tegulae und Metathorax schokoladebraun angeflogen; Unterseite rehfarbengrau; Tarsen umberbraun geringelt; erstes Hinterleibsegment rötlichgrau, die übrigen blaß gelblichbraun; Analbusch grünlich. Vorderflügel ziemlich dunkel schokoladegraubraun; Basis, Costal- und Dorsalfeld, und eine schmale Terminalbinde mit zerstreuten veronesegrünen Schuppen; Zeichnungen dunkler braun, aber sehr undeutlich; innere Linie gewellt, fast senkrecht; rundlicher Zellfleck und DZ-Strich schwach blaßgerandet; äußere Linie doppelt, mit ziemlich weit getrennten Elementen, gewellt, von $^2/_3$ der Costa nach $^4/_5$ des Dorsum laufend, in den Zwischenräumen III—IV mit einer Ecke nach auswärts; eine subterminale Reihe kleiner Halbmöndchen; unmittelbar vor dem Apex ein heller Raum vor einem dunkel schkoladebraungrauen, grün gesprenkelten Viereck; Fransen schokoladebraun mit rahmfarbigen Flecken und Rändern. Hinterflügel schokoladebraungrau, hellgelblich angelaufen, nicht aber im Terminalfeld; Costalfeld mit großem subapikalen und kleinerem proximalen Fleck, schokoladebraun und grün gemischt; Fransen rahmfarbiggelb. Vorderflügellänge 19 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 11): Uncus zusammengedrückt, etwas gebogen, ohne deutlichen Terminalhaken; Gnathi kaum länger als der Uncus, stärker gebogen, wie bei allen *Quadricalcarifera*-Arten verschmolzen. Vinculum schmal, in der Mitte mit einem kurzen Fortsatz. Valva mit Costa und Sacculus fast vollständig verschmolzen. Aedeagus etwas länger als die Valva, mehr oder weniger jochförmig, basal robust, terminal mit einem kurzen abgeflachten Fortsatz; Fultura inferior schmal, gestreckt, mit querer Terminalplatte. Saccus mit schlankem Fortsatz, welcher so lang ist wie ungefähr

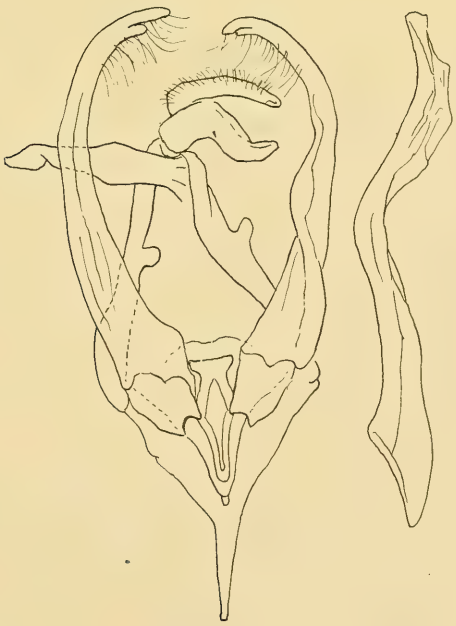


Abb. 11: *Quadricalcarifera eusebia* sp. nov.

2/3 des Uncus. Sternalplatte des VIII. Urites mit proximalem Fortsatz welcher etwas kürzer ist als die Platte in der Mitte, und mit in der Mitte ausgeschnittenem Distalrande.

Die stark grün angelaufene Basis der Vorderflügel ist ein gutes Unterscheidungsmerkmal.

Holotypus, ♂: Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 1.—29. I. 67 (leg. E. Diehl). Allotypus, ♀: Brastagi, 20.—25. V. 65 (leg. E. Diehl). Paratypen: Dolok Merangir, alle Monate 66—68 (13♂♂) (leg. E. Diehl). (ZSM und coll. R. Bender); Siantar 1200 m, Holzweg 3, 20. IV. 68 (1 ♂) (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender).

Quadricalcarifera bambusicola sp. nov.
(Taf. III, Fig. 3)

Männchen: Palpen weißlich, an der Oberseite schokoladebraun. Kopf und Thoraxrücken grünlichgrau, schokoladebraun gemischt; Kragen schokoladebraun, breit weiß gerandet; Thoraxmitte mit einem weißen Halbmond; Unterseite und Beine blaß rahmrehfarbig; Beine an der Oberseite blaß schokoladebraun gestreift, Tarsi mit dieser Farbe geringelt; fächerförmiger Basalschopf des Hinterleibes umberbraun; Hinterleibsoberseite rötlichgrau; Analschopf schokoladebraun und grün gemischt; Unterseite rahmweiß. Vorderflügel größtenteils schokoladebraun; Dorsum rahmfarbig an der Basis; basales Fünftel der Costa heller braun, grünlich gesprenkelt und rehfarbig gesäumt; übriges Basalfeld schwärzlich gesprenkelt, besonders distal, mit zerstreuten grünen Schuppen; im Zwischenraum I, an der Grenze des dunklen Feldes, ein weißer Halbmond von einem weißen „V" gefolgt; Mittelteil des Dorsum, mit Basen der Zwischenräume I und II, moosgrün; beide sogenannten „typischen" Zeichen verschmolzen, mit undeutlichen braunen Zentren, und ziemlich breit reinweiß gesäumt; Raum in den Zwischenräumen I—III bis zur äußeren Linie stark violettgrau angelaufen; äußere Linie schräg; dem Saume parallel, aus großen Halbmonden aufgebaut, mit violettgrauer Füllung, von 3/4 der Costa nach 2/3 des Dorsum laufend, gegen die Costa undeutlich, und oberhalb des Zwischenraumes IV stark einwärts geknickt; subterminale Linie fein, schwarz, unregelmäßig, proximal schwach weißlich gesäumt; Fransen weiß gefleckt. Hinterflügel weißlich, im Analfelde blaß orangerehfarbg angelaufen; Terminallinie fein, umberbraun; Costa mit großem subapikalem Fleck, dunkelbraun und grün gemischt, vor einer feinen Querlinie; Fransen am Apex bräunlich. Vorderflügellänge 17 mm.

Männliche Genitalien (Abb.12): Uncus zusammengedrückt, so lang wie ein Drittel der Costa, gebogen, mit stumpfem Ende; Gnathi etwas länger als der Uncus, aufgebogen, gegen das Ende schlanker. Vinculum schmal. Valva mit Costa und Sacculus vollständig verschmolzen. Aedeagus um ein Drittel länger als die Costa, ziemlich robust, im letzten Drittel schwach gebogen, proximal löffelförmig; Fultura inferior oval. Saccus verhältnismäßig kurz,

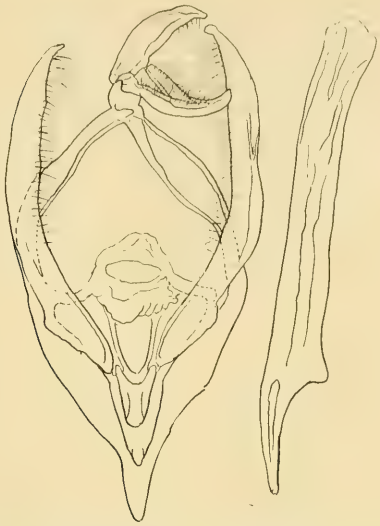


Abb. 12: *Quadricalcarifera bambusicola* sp. nov.

zugespitzt. Sternalplatte des VIII. Urites wie bei *Q. eusebia* sp. nov., mit etwas weiter gestreckten Ecken des Vorderrandes.

Weibchen: Größer und im allgemeinen grüner; das reinweiß durch blaß rötlichgelb ersetzt; Linien viel deutlicher; äußere Linie nur im Mittelfelde violettgrau gefüllt, sonst blaß rötlichgelb proximal und olivgrün distal, distal weißlich gesäumt. Hinterflügel gelblich, fein schokoladebraun besprenkelt, sonst wie beim ♂. Vorderflügellänge 23 mm.

Den männlichen Genitalien gemäß, gehört diese neue Art zu derselben Gruppe wie *Q. eusebia*. Die deutlichen, weißgesäumten „typischen" Zeichen der Vorderflügel sind ein gutes Differentialmerkmal.

Holotypus, ♂: Nordsumatra, Dolok Merangir, 14. V. 68 (leg. E. Diehl). Allotypus, ♀: ibid., 20. V. 68 (leg. E. Diehl). Paratypen: Dolok Merangir, alle Monate 67—70 (20♂♂) (ZSM und coll. R. Bender); Siantar, Holzweg 3, 20. IV. 68 (2♂♂, 1 ♀); 30 km SW-Siantar, Holzweg 2, 22. V., 28. V. 68 (2♂♂) (coll. R. Bender). (Alle leg. E. Diehl).

Quadricalcarifera variegata sp. nov.
(Taf. III, Fig. 4)

Männchen: Palpen rahmfarbig, mit schokoladebrauner Oberseite. Kopf und Kragen schokoladebraun, etwas weiß gemischt; Kragen weißlich gesäumt. Thoraxrücken schokoladebraun; Unterseite blaß rehfarben; Beine schokoladebraun angelaufen; Tarsen braun und weißlich geringelt; basaler Haarbusch des Hinterleibes schokoladebraun, distal blasser; Hinterleib hell ockerbraun. Vorderflügel schokoladebraun, mit goldgrünen Schuppen an der Basis, längs der Costa und des Dorsum, dazwischen die dunklen Zeichnungen; äußerste Basis schwärzlich; subbasale Linie aus drei schwarzen

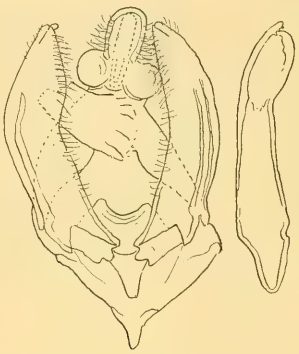


Abb. 13: *Quadricalcarifera variegata* sp. nov.

Flecken, fast senkrecht; innere Linie kaum erhalten, schwach ausgebogen; ein schwarzer DZ-Strich; Costa in der distalen Hälfte schwarz gefleckt; äußere Linie aus Flecken, von $^4/_5$ der Costa bis nahe des Tornus verlaufend; Elemente in Zwischenräumen IV und V mehr proximal; alle Flecke distal goldgrün gesäumt; terminale Linie unregelmäßig; Fransen fein weißlich gefleckt. Hinterflügel blaß ockerig-schokoladebraun, im Mittelfelde am blässesten, und dunkler gegen die Costa; diese schokoladebraun mit blassen Querflecken und einigen goldgrünen Schuppen; Fransen leicht schokoladebraun mit blaß rehfarbenen terminalen Strichen. Vorderflügellänge 16 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 13): Uncus mit breit abgerundeter Basis; Terminalteil schmal, am Ende gerundet; die verschmolzenen Gnathi kaum länger als der Uncus. Vinculum im mittleren Teile etwas breiter. Valva ziemlich breit, mit verschmolzenen Elementen; Costa mit einem kleinen schlanken Terminalfortsatz. Aedeagus so lang wie die Costa, robust, distal erst etwas verschmälert, terminal aber wieder breiter werdend; ein kleiner gezähnelter Terminalfortsatz; Fultura inferior halbmondförmig. Saccus dreieckig mit kleinem mittlerem Fortsatz. Der *Q. nitidula* Kiriakoff-Gruppe aus Neuguinea steht die neue Art am nächsten.

Holotypus, ♂: Sumatra, Doulou bei Brastagi, 1200 m, 4. VII. 68 (leg. E. Diehl). Paratypen: ibid., 4. VII. 68 (1♂) (leg. E. Diehl), (coll. R. Bender); Dolok Merangir, VIII.—IX. 67 (4♂♂) (leg. E. Diehl) (ZSM und coll. R. Bender); 30 km SW Siantar, 1050 m, Holzweg 2, 16. IV. 69 (1♂) (leg. E. Diehl).

Quadricalcarifera unicolor sp. nov.

Männchen: Fühler mit weißlichem Schaft und rötlichbraunen Kammzähnen; Palpen weiß, oben dunkelbraun; Kopf und Thoraxrücken grau; Stirnseiten weißlich; Unterseite und Beine blasser; Vorderbeine oben braun gestreift; Tarsen weiß und braun geringelt. Hinterleib rötlichbraun mit blaßgrauen Flecken auf den beiden ersten Ringen; Unterseite heller. Vorderflügel hell schiefergrau mit weißlichem, grau besprenkeltem und

schwärzlich geflecktem Vorderrand; Wurzel bis zur Basallinie und eine dorsale Binde grün angelaufen; Zeichnungen ganz undeutlich; nur eine dunkler graue subterminale Fleckenbinde etwas deutlicher, nahe dem Apex beginnend und Rippe 3 erreichend; im Zwischenraume I ein dunkelgrauer Fleck; Fransen dunkelgrau, weißgefleckt. Hinterflügel grau, im Analfelde umberbraun angeflogen; Vorderrand bis Rippe 6 wie die Vorderflügel gefärbt, mit dunklem subapikalem Fleck; terminale Linie braun; Fransen weißlich, undeutlich bräunlich gefleckt. Vorderflügellänge 20 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 14): Uncus ziemlich schmal, am Ende gerundet; Gnathi kürzer als der Uncus, ähnlich geformt. Vinculum schmal. Valva gestreckt, ziemlich schmal, blattförmig; Sacculus terminal einen krallenförmigen Fortsatz bildend. Aedeagus deutlich länger als die Valva, ziemlich robust, mit gestrecktem, etwas löffelförmigem Proximalteile, im distalen Drittel gebogen, schmal und etwas abgeplattet; Fultura inferior gestreckt, terminal ausgebuchtet, distale Ecken mit einer kleinen behaarten schwach sklerotisierten Platte. Saccus in einem spitzen Fortsatz ausgezogen.

Holotypus, ♂: NW Pakistan, Prov. Swat, 71°90'L, 35°70'B, Madyan 1400 m, 19. VI.—4. VII. 1971 (leg. E. Vartian) (coll. E. Vartian).

1 Paratypus ♂, gleicher Fundort, in ZSM.

Diese merkwürdige neue Art aus mittleren Höhen von Nordwest-Pakistan zeigt eine Färbung, welche an viele Arten aus Neu Guinea erinnert.

Abb. 14: *Quadricalcarifera unicolor* sp. nov.

Quadricalcarifera stauropodoides sp. nov.

Männchen: Fühler blaß rostfarbig; Palpen schwarzbraun, unten weiß; Kopf, Thoraxrücken und Seiten schwarzbraun, mit weißen Haarschuppen gemischt; Kragen undeutlich weißlich gesäumt; Brust und Behaarung der Beine schmutzig weißlich; Tarsen blaß umberbraun, weißlich gefleckt; großer Haarschopf, am I. Urit wie der Thoraxrücken gefärbt; Hinterleib sepiagrau. Vorderflügel wie Kopf und Thoraxrücken, aber basal, in der Zelle und entlang des Vorderrandes etwas grünlich gemischt; innere Linie stark, doppelt, blasser gefüllt, unterhalb der Zelle eingebogen, ein sehr undeutlicher weißlicher Ring am Zellenende; äußere Linie aus etwas blasseren, fein dunkel geränderten Halbmöndchen, mit dem Außenrande mehr oder weniger parallel, aber in den Zwischenräumen IV und V etwas eingebogen; Rippen fein schwärzlich; subterminale Linie fein, unregelmäßig; terminale Linie schwärzlich; Fransen wie die Flügel, mit weißlichen Pünktchen an den Rippenenden. Hinterflügel bräunlichweiß, etwas grauer im distalen Felde, mit braunen Rippen; Vorderrand graubraun, gegen den Apex dunkler, mit feinen Querlinien. Unterseite der Vorderflügel blaß umbergrau, distal etwas weißlicher; Unterseite der Hinterflügel einförmig weiß. Vorderflügellänge 25 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 15): Uncus verhältnismäßig gut entwickelt, ziemlich breit, terminal abgerundet; Gnathi sehr schmal, spitzer, nur wenig kürzer als der Uncus. Vinculum schmal. Valva gestreckt und schmal;

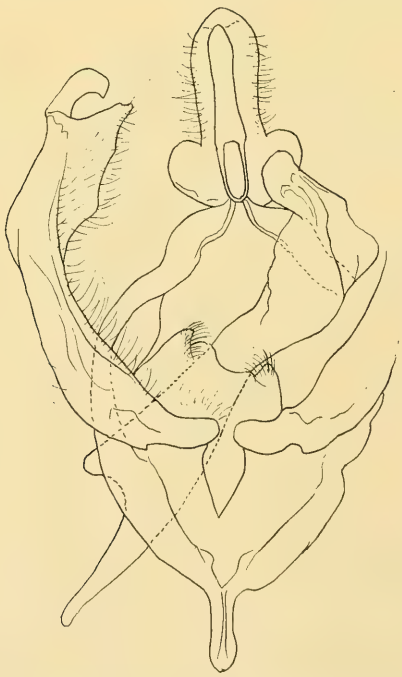


Abb. 15: *Quadricalcarifera stauropodoides* sp. nov.

Costa terminal mit stumpfen Haken. Aedeagus etwa so lang wie die Valva, robust, besonders proximal, mit proximalem löffelförmigen Fortsatz; Terminalteil gestreckt und gebogen; Fultura inferior häutig, die terminalen Ecken etwas abgerundet und haarig. Saccus dreieckig mit kurzem, schmalem, terminal abgerundetem Fortsatz. Sternit des VIII. Urites distal breit und tief ausgeschnitten, proximal mit verhältnismäßig kurzem Fortsatz.

Holotypus, ♂: NW Pakistan, Prov. Swat. 71°90'L, 35°70'B, Madyan, 1400 m, 19. VI.—4. VII. 1971 (leg. E. Vartian) (in coll. E. Vartian).

Allotypus ♀ und Paratypus ♂ vom gleichen Fundort in coll. E. Vartian und ZSM.

Dies ist eine der beiden neuen *Quadricalcarifera*-Arten aus dem äußersten Nordwesten des Genusareals. Beide Arten aus Pakistan scheinen Bergtiere zu sein, vermutlich jüngeren Ursprungs. Das Genus *Quadricalcarifera* ist bekanntlich vorwiegend subtropisch und tropisch mit besonderer aber zweifellos sekundärerer Artenkonzentration in Neu Guinea. Unsere Art erinnert an *G. basinigra* Wileman, der Basalteil der Vorderflügel ist aber viel weniger prägnant dunkel.

Parasinga cinerascens sp. nov.
(Taf. III, Fig. 5)

Männchen: Kopf und Thorax weiß, schwarz gesprenkelt; Hinterleib schokoladegraubraun. Vorderflügel grau, im Medianfelde etwas dunkler; Basis der Costa weiß; eine subbasale Reihe schwarzer Flecken, nach innen eine Ecke formend; innere Linie aus schwarzen Halbmöndchen, distal weiß gesäumt, stark eingebogen, von Costamitte zu Tornusmitte laufend; ein runder schwarzer Fleck im distalen Zellenviertel und ein DZ-Halbmönd-

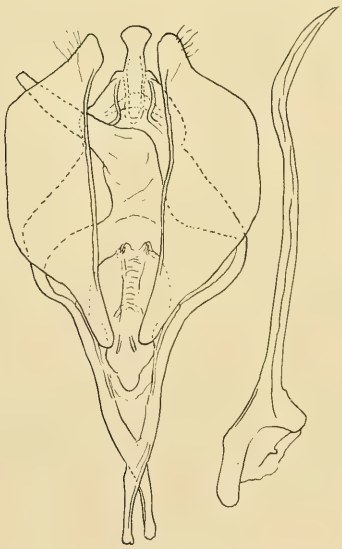


Abb. 16: *Parasinga cinerascens* sp. nov.

chen; äußere Linie ungefähr ununterbrochen, schmal, schwarz, von $^2/_3$ der Costa zu $^3/_4$ des Tornus laufend, regelmäßig ausgebogen, an der Costa von einem gelblichen Flecke gefolgt; im äußeren Felde eine weitere Reihe weißer, schwarzgesäumter Halbmöndchen; subterminale Linie unterbrochen, dem Termen parallel; Fransen bräunlich gefleckt. Hinterflügel schokoladebraungrau; Costalfeld bräunlichweiß mit zwei subapikalen dunklen Linien; Analrand mit gelblicher Behaarung; Fransen bräunlich mit blassen Flecken. Vorderflügellänge 16,5 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 16): Uncus verhältnismäßig klein, schmal, terminal etwas erweitert; Gnathi schmal, den Uncus nicht überragend. Vinculum proximal sehr breit, gegen das X. Sternit allmählich verschmälert. Valva wie bei den anderen Arten der Gattung: basal und terminal schmal, in der Mitte sehr breit. Aedeagus ungefähr doppelt so lang wie die Valva, sehr schlank mit Ausnahme der breiten „Galoschen"-förmigen Basis; Fultura inferior breit oval, am Distalrande etwas ausgeschnitten. Saccus lang semielliptisch mit einem doppelten sehr schlanken Terminalfortsatz.

Von den übrigen Arten der Gattung durch das Fehlen grüner Tönungen in der Färbung leicht zu unterscheiden.

Holotypus, ♂: Nord-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 24. VIII. 69 (leg. E. Diehl).

Parasinga subapicalis sp. nov.
(Taf. III, Fig. 6)

Männchen: Fühler orangebraun; Palpen rahmfarbig, mit dunkelbrauner Oberseite; Stirn bleich orangebraun; Kopf und Thoraxrücken blaß aschgrau; Seiten weißlich; Brust und Beine rahmfarben mit blaß orangebrauner Pilosität; Vorderbeine oben dunkelbraun gestrichelt. Hinterleib oben dunkel schokoladegrau, unten weißlich; Analbusch grau. Vorderflügel blaß aschgrau; in der Zelle, an der Querrippe und an der Basis des Zwischenraumes II, ein kleines Häufchen aufgerichteter weißer Schuppen; Flügelwurzel mit einem dunkel schokoladebraunen Strich, welcher bald nach dem Hinterrand biegt und diesem bis nahe des Tornus folgt; ein großer subapikaler dunkelbrauner Costalfleck, mit vier welligen dunkelbraunen Linien; subterminal eine unvollständige Reihe feiner brauner Halbmöndchen; Fransen weißlich gegen den Apex etwas bräunlicher. Hinterflügel dunkel schokoladebraun; Costalgegend blaß aschgrau mit einem subapikalen braunen Fleck; Fransen blaß bräunlich, brauner gefleckt. Vorderflügellänge 15 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 17): Denen von *P. cinerascens* Kiriakoff ganz ähnlich, nur ist der Uncus kurz und abgerundet, und die verschmolzenen Gnathi terminal erweitert und abgerundet.

Von den nahestehenden *P. cinerascens* durch das Fehlen von Fleckenreihen und die Anwesenheit eines braunen subapikalen Fleckes unterschieden.

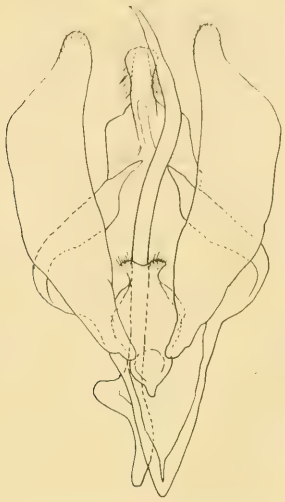


Abb. 17: *Parasinga subapicalis* sp. nov.

Holotypus, ♂: Nord-Sumatra, Dolok Merangir, 1800 m, 14. VI. 1969 (leg. E. Diehl). Paratypus, 1♂, Doulou, N.-Sumatra, 1200—1800 m, 6. XII. 1972 (leg. E. Diehl); 1♂ Zentral Atjeh, 400 m, 4. III. 1973 (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender); 1♂ Stabat, 5. XI. 73 (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender).

Vaneeckia pallidifascia ovalis (van Eecke)

♂: Sumatra, Dolok Merangir, 1.—29. X. 67, 180 m (leg. E. Diehl).
♀: Sumatra, Dolok Merangir, 30. 10.—9. 12. 1967 (leg. E. Diehl).
Fühler auf $^4/_5$ der Länge doppelt kammzähnig. Kragen in der Mitte weißlich gerandet. Vorderflügel sehr dunkel schokoladebraun, mit olivgrauem Terminalfelde. Hinterflügel an der Basis und in der Zelle weiß, schwach beschuppt, sonst schokoladegrau, Vorderrandfeld bräunlich mit dunkel schokoladebraunem subapikalem und olivgrauem Apikalfleck. Vorderflügellänge 18 mm.
In Indonesien verbreitet.

Hypostauropus gen. nov.

Fühler kurz zweireihig gebüschelt bis etwas über die Hälfte. Palpen sehr kurz, vorgestreckt. Thoraxrücken mit einem doppelten Längskamm. Beine ziemlich langhaarig; Hinterbeine bei dem vorliegenden Stück leider abgebrochen (Spornen?). Vorderflügel verhältnismäßig schmal, mit schrägem Außenrand, der fast so lang wie der Hinterrand ist; dorsaler Schuppenzahn gut entwickelt. Rippenbau: Rippe 2 bei $^5/_6$ der Zelle abzweigend; 3 von 4 fast gleich entfernt wie 4 von 5; diese letztere aus der Mitte der Querrippe;

keine Areole; 6 mit 7, 10, 8+9 kurz gestielt. Vorrand der Hinterflügel fast gerade. Rippenbau: Rippe 2 bei $^4/_5$ der Zelle abzweigend; 3 und 4 fast aus einem Punkt; Querrippe einwärts stark geeckt; 5 aus der Mitte derselben; 6, 7 ganz kurz gestielt; 8 mit der Zelle bis über die Mitte verschmolzen.

Männliche Genitalien (Abb. 18): Uncus klein, schmal, gebogen, mit terminaler Behaarung und dreieckiger Spitze; Wurzel breit dreieckig; Gnathi mit breit abgerundeter Basis, hornförmig, mit feiner Spitze. Vinculum schmal, Valva sehr schmal proximal, breiter werdend, und mit einem unregelmäßig abgerundeten Terminalteile. Aedeagus fehlt dem untersuchten Stück. Saccus bis auf ein kurzes medianes dreieckiges Fortsätzchen reduziert.

Diese neue Gattung steht in bezug auf die männlichen Kopulationsorgane in der Mitte zwischen *Quadricalcarifera* und der *Stauropus*-Gruppe, und erinnert an verschiedene Gattungen des großen äthiopischen *Desmeocraera*-Komplexes.

Gattungstypus: *Quadricalcarifera saitonis* Matsumura.

Hypostauropus saitonis (Matsumura)

♂: Taiwan, Puli, 550 m, V. 1958, Vorderflügellänge 28 mm.

Sagamora umbrina Kiriakoff

Nordsumatra, Kebon Balok NNW von Medan, 24. XI. 68.
Aus Sumatra beschrieben.

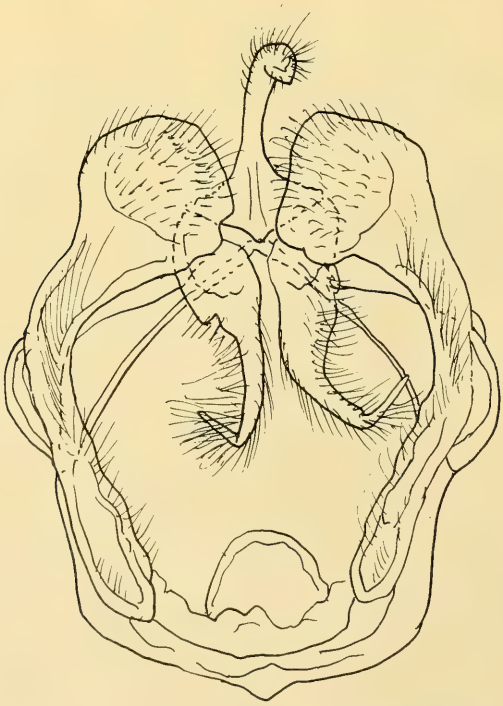


Abb. 18: *Hypostauropus* gen. nov., *saitonis* Matsumura

Omichlis dimorpha sp. nov.
(Taf. IV, Fig. 1)

Diese neue *Omichlis*-Art scheint in zwei Farbvarianten oder Phasen vorzukommen, wie auch in Borneo, auf Grund des Vergleiches mit von Dr. Holloway am Kinabalu gesammelten Stücken.

a) Dunklere Phase.

Männchen: Kopf und Körper blaß rahmfarbig, schwach schokoladebraun gesprenkelt; Palpen brauner, mit dunkel schokoladebrauner Oberseite; Tarsen schokoladebraun geringelt; abdominaler Basalschopf rehfarbig; distale Hinterleibsringe mit einem sublateralen braunen Streifen, welcher am letzten Ringe winklig ist. Vorderflügel wie der Körper gefärbt; die Media samt den Rippen 2, 3 und 4 ziemlich prägnant schwärzlich; ein subbasales schieferschwarzes Zeichen über dem Dorsum, darunter am Dorsum ein rostroter Fleck; Subbasallinie wellig, am schieferschwarzen Zeichen endend; Costa schwarzgefleckt; innere Linie wellig, von 1/3 der Costa nach 1/3 des Dorsums laufend; DZ-Zeichen blaß gelblich; äußere Linie von etwas über der Costamitte nach Dorsummitte laufend, breit, von Costa bis Rippe 4 ziemlich diffus, dann doppelt und aus Halbmöndchen zusammengestellt, am Ende von der inneren Linie nur 1 mm entfernt; eine subterminale Reihe kleiner Fleckchen, mit der äußeren Linie auf einem Abstand von 1 1/2 mm parallel verlaufend, und von einem schokoladebraunen Schatten gefolgt, welcher von der Costa nahe des Apex nach Rippe 3 läuft, und zwei Reihen schwarzer Pünktchen enthält; 1 mm vor dem Termen, eine Reihe dunkler Pünktchen oder Halbmöndchen; Fransen vom Apex bis Rippe 3 braun, sonst rahmfarbig. Hinterflügel an der Wurzel und im Analfelde blaß gelblich, sonst gelblich schokoladebraungrau, mit schwachem dunkleren DZ-Zeichen; Analecke mit kurzem schwärzlichen Striche, von zwei Querlinien gefolgt; Terminallinie blaß gelblich; Fransen etwas grauer, mit blaß gelblichen Enden. Vorderflügellänge 17 mm.

b) Hellere Phase

Männchen: Allgemeine Färbung der Vorderflügel heller, blaßgelblich, blaßrötlichbraun gesprenkelt und beschattet; Zeichnungen wie bei der dunklen Phase, aber ohne den prägnanten schwärzlichen Rippen. Hinterflügel auch blasser. Vorderflügellänge 17 1/2 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 19): Uncus an der Basis dreieckig, distal schmal; am Terminalrande etwas erweitert, mit ventraler Mittelrippe; Gnathi kurz, mit schmalem Basalfortsatz und breit sichelförmigem Terminalteil, teilweise gezähnelt. Vinculum distal erweitert. Valva stark gestreckt, gerade, mit Costa und Sacculus fast parallel, terminal nur leicht schmäler werdend; Costa in einem spitzen Fortsatze endend, sehr fein gezähnelt; im letzten Drittel der Valvula ein schlanker, etwas gebogener Fortsatz. Aedea-

Abb. 19: *Omichlis dimorpha* sp. nov.

gus nur halb so lang wie die Costa, ziemlich robust, gerade, terminal etwas tellerförmig erweitert; Fultura inferior am proximalen Rande breit gewölbt; distaler Rand in der Mitte vortretend, mit eingebogenen Seiten. Saccus semi-elliptisch, ziemlich schmal.

Es ist durchaus möglich, daß die dunklere Phase eine ökologische, vermutlich eine Bergrasse darstellt. In diesem Falle wäre es nötig, zwei Ökosubspezies zu erkennen, nämlich die nominative Bergunterart **O. dimorpha dimorpha** ssp. nov., und die Unterart der Ebene, welche dann den Namen **O. dimorpha pallida** ssp. nov. erhalten könnte. *Omichlis dimorpha* sp. nov. ist bis jetzt die einzige in Indonesien vorkommende *Omichlis*-Art. *O. rufotincta* Hampson ist aus Birma (Pegu) bekannt; alle anderen Arten sind auf Neuguinea und einigen nordöstlich davon liegenden Inseln beschränkt. Eine solche disjunkte Verbreitung ist selbstverständlich von großem biogeographischem Interesse. Weitere Studien wären sehr wünschenswert.

Holotypus, ♂ (dunkle Phase): Nord-Sumatra, 30 km SW Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 28. V. 68 (leg. E. Diehl). Paratypen (dunkle Phase): ibid., IV.—VII. 1968/71 (6♂♂) (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender); Doulou, 6. VI. 70 (1♂) (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender); Dairi, 1600 m, 3. VIII. 70 (1♂) (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender); Dolok Merangir, 1250 m, 9. IX. 69 (1♂) (leg. E. Diehl) (ZSM). Paratypen (helle Phase): Nord-Sumatra, Deli, Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—11. IX. 70 (10♂♂) (leg. E. Diehl) (ZSM und coll. R. Bender).

Pseudostauropus plagosus Gaede

♂: Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 10. X. 69 (leg. E. Diehl). Vorderflügellänge 17 mm. Aus Sumatra beschrieben.

Medanella gen. nov.

Palpen sehr kurz, dem Kopfe anliegend, mit kurzer doch dichter Behaarung; Terminalglied winzig; Fühler kurz, kaum über ein Drittel der Costa reichend, doppelt gekämmt bis nahe dem Ende; Beine mit massiger Behaarung. Vorderflügel massig breit, mit gerundetem Apex. Rippe 2 aus $^1/_5$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 aus einem Punkt; 5 aus der Mitte der DZ; Areole klein; 6 aus deren Unterseite; gemeinsamer Stiel von 7, 10, 8 und 9 aus dem Areolenende. Im Hinterflügel, Rippe 2 aus $^2/_3$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 aus einem Punkte; 5 etwas unterhalb der Mitte der DZ; 6, 7 auf $^1/_4$ gestielt; 8 der Mittelzelle bis der Mitte genähert.

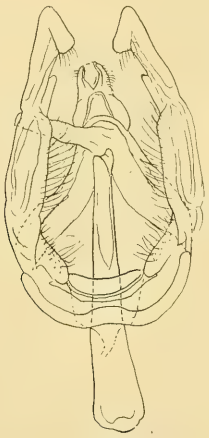


Abb. 20: *Medanella* gen. nov., *subterminalis* sp. nov.

Männliche Genitalien (Abb. 20): Uncus kurz, schmal, gebogen, am Ende rautenförmig; Gnathi etwas kürzer als der Uncus, schmal spitz auslaufend. Vinculum ziemlich breit. Valva gestreckt und schmal; Apex mit einer Querplatte. Aedeagus etwas länger als die Valva, ziemlich gerade, proximal robust, gegen das Terminalende dünner werdend, unbewaffnet; Fultura inferior breit, quer. Saccus kaum entwickelt.

Typus Generis: *Medanella subterminalis* sp. nov.

Medanella subterminalis sp. nov.
(Taf. IV, Fig. 2)

Männchen: Kopf und Thoraxrücken schwärzlichbraun; Unterseite etwas heller; Hinterleib graubraun; letztes Segment und Analschopf dunkel sepiagrau. Vorderflügel hell sepiabraun, in den basalen und costalen Feldern dunkler; innere Linie ganz verwischt; Costa mit schwachen graulichen Querstrichen und vier rahmweißen Pünktchen gegen den Apex; DZ-Zeichen

tiefschwarz, weißlich gerandet; Spuren einer äußeren Linie schwärzlich, gewellt, von 3/4 der Costa nach Rippe 5 laufend, weiter verloschen; subterminale Linie schwärzlich, von 5/6 der Costa bis nahe dem Tornus, im Zwischenraume III zu einem Fleck erweitert; terminal, kleine schwärzliche Pfeilchen an den Rippenenden; Fransen dunkelbraun. Hinterflügel ockerigsepiagrau. Vorderflügellänge 11 mm.

Holotypus, ♂: Nordsumatra, Dolok Merangir 180 m, IX. 70—I. 71 (leg. E. Diehl). Paratypen: ibid., 24. XI. 68 (1♂); Dolok Merangir, Monate IV—V., XI. 67—70 (5♂♂) (leg. E. Diehl) (ZSM und coll. R. Bender); 30 km SW von Siantar, Holzweg 2, 16. IV. 69 und 4. VIII. 70 (2♂♂) (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender).

Peridea murina sp. nov.

Männchen: Fühler hell rötlichbraun; Palpen schwärzlichbraun mit blaßbraunem Endglied; Kopf und Thoraxrücken grau mit schwachem braunem Anflug; Tegulae vandyckbraun gerandet; Metathorax brauner; Unterseite und Beine blaßbraun; Tarsen fein braun geringelt; Hinterleib hell orangebraun. Vorderflügel hellgrau, ganz schwach bräunlich angeflogen; Zeichnungen vandyckbraun; subbasale Linie kräftig, zweimal ausgebogen, distal sehr blaßgrau gerandet; innere Linie breit gezähnelt, etwas vor dem ersten Drittel am Vorderrand beginnend, und am vandyckbraunen Hinterrandzahne endend, proximal blaß gerandet; äußere Linie gezähnelt, am Vorderrand etwas breiter blaß gerandet, davor und dahinter ein brauner Costalfleck; Rippen distal braun gestrichelt; ein sehr schwacher Mittelschatten; im Terminalfelde einige braune Striche im vorderen Teile, und kurze Linien in den Zwischenräumen II und III; terminale Linie fein, etwas dunkelbraun, unterbrochen; Fransen weißlich. Hinterflügel blaßgrau mit einer diskalen und einer subterminalen weißlichen Binde; Analhaar blaß orangebraun angeflogen; Terminallinie und Fransen wie im Vorderflügel. Vorderflügellänge 20,5 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 21): Uncus kurz, mit parallelen Seiten und leicht gerundetem Apex; Gnathi breit, kurz, gebogen. X. Segment an der Basis schmaler. Vinculum breit. Valva wie bei den übrigen Arten des Genus, mit einem subterminalen dreieckigen Fortsatz. Aedeagus so lang wie die Valva, ziemlich robust, proximal etwas löffelförmig, terminal verjüngt mit einem schlanken, hakenförmigen Fortsatz; Fultura inferior breit, mit eingebogenen Seiten. Saccus breit gerundet. Sternit des VIII. Urites breit, mit fast parallelen Seiten, und schwach ausgebogenem Distalrande; dieser trägt in der Mitte einen ganz kurzen gerundeten Fortsatz.

Holotypus, ♂: Nord-Iran; 55°90'L, 37°40'B, Gorgantal, 50 km östlich von Mindudasht, 460 m, 30. V. 1971 (leg. E. Vartian). (In coll. E. Vartian).

Allotypus, ♀ vom gleichen Fundort in coll. E. Vartian.

Paratypen, 3♂♂ vom gleichen Fundort in ZSM und coll. R. Bender.

Abb. 21: *Peridea murina* sp. nov.

Durch hellen grauen Ton und das Fehlen eines diskozellularen Zeichens von den verwandten Arten leicht zu unterscheiden. Habituell steht die neue Art am nächsten der ostasiatischen *Peridea oberthüri* Stgr.

Peridea swata sp. nov.

M ä n n c h e n : Fühler kurzgezähnelt und gebüschelt, umberbraun; Palpen, Kopf und Thoraxrücken dunkel ockerbraungrau; Kragen gegen den Rand blasser, fein schwarz gerandet; Tegulae und Metathorax auch schwarzgerandet; Unterseite blasser; Beine mit grauer Behaarung; Tarsen rahmfarbig und dunkelbraun geringelt; Hinterleib hell rehfarbengrau. Vorderflügel ziemlich dunkel ockerbraungrau; Basalfeld wie der Thoraxrücken; Subbasallinie zackig; innere Linie gezähnt, fast senkrecht, im Schuppenzahne endend; Rippen dunkel; Querrippenzeichnung länglich, blaß ockerbraun, mit braunem Mittelstrich; äußere Linie gezähnt, vom Vorderrand bis Rippe 2 ausgebogen, dann der inneren Linie parallel; Terminalfeld mit dunklen Längsstrichen zwischen den Rippen; Costalfeld weißlich sehr fein gesprenkelt; eine terminale Reihe Halbmöndchen; Fransen gleichfarbig mit dunklen Flecken an den Rippenenden. Hinterflügel rahmweiß; Analfeld rehfarben angeflogen; Vorderrand bis Zwischenraum V wie die Vorderflügel, mit zwei weißlichen gezähnten Linien; Analecke mit graubraunem Fleck; Terminallinie braun, unterbrochen; Fransen rahmweiß, graubraun terminal, mit rahmweißen Flecken an den Rippenenden. Vorderflügellänge 31 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 22): Uncus kurz, gebogen, mit etwas eckigem Terminalrande; Gnathi mit breiter Basis, dann verjüngt, gebogen, sehr schwach gezähnelt, spitz. Vinculum ziemlich breit. Valva schmal, breiter an der Basis und terminal, wo sie eine Art Scheibchen formt; davor ein spit-

Abb. 22: *Peridea swata* sp. nov.

zer, dornförmiger Fortsatz. Aedeagus nur wenig kürzer als die Valva, mit schmalem, löffelförmigem proximalem und robustem, rechtem Terminalteile; dieser trägt am Ende einen kurzen etwas gegabelten Fortsatz; Vesica eine Anzahl sternförmiger Cornuti tragend; Fultura inferior schwach, halb kreisrund. Saccus ganz kurz, breit ausgebogen. Sternit des VIII. Urites breit und kurz, fast kreisrund, mit gestreckten distalen Ecken, und ausgebogener Mitte.

Holotypus, ♂: NW Pakistan, Prov. Swat, 71°90'L, 35°70'B, Madyan, 1400 m, 19. VI.—4. VII. 1971 (leg. E. Vartian) (coll. E. Vartian).

Steht am nächsten der paläarktischen *Peridea anceps* (Goeze), hat aber nur gezähnelte und gebüschelte Fühler. Die männlichen Kopulationsorgane weisen auch einige Unterschiede auf.

Peridea himalayana sp. nov.

Männchen: Fühler braun mit blasseren Kammzähnen; Palpen graubraun, oben dunkler; Kopf und Thoraxrücken dunkel gelblichgrau; Kragen und Tegulae weißlich umrandet; Unterseite gelblichgrau; Behaarung der Vorderbeine dunkel graubraun; Tarsen schwärzlich und rahmfarbig geringelt; Hinterleib oben dunkel graubraun, seitlich und unten gelblicher. Vorderflügel dunkel sepiagrau, am Vorderrand grauer, basal unterhalb der Zelle und am Hinterrand dunkler und brauner; basale Linie dick, schwarz, schräg, am Vorderrande distalwärts verlängert; innere Linie doppelt, blaß gefüllt, am Vorderrande ganz schwarz und schräg nach außen, in der Zelle schräg einwärts, unterhalb der Zelle ausgebogen, nur Rippe 1 erreichend;

dahinter im Zwischenraume I eine gelbliche Aufhellung; Querrippenzeichen sehr groß, schräg-oval, bräunlich ockergelb mit bräunlichem Mittelfleck; dahinter eine Reihe teilweise verbundener schwarzer Rippenstriche; Vorderrand mit schwarzen Querflecken; äußere Linie doppelt, gezähnelt, gräulich-ocker gefüllt; Rippen dahinter schwarzgefleckt, sonst fein schwärzlich; in den Zwischenräumen IV bis VII längliche ockerbraune Flecken; subterminale Linie blaß ockergelb, gezähnt, Zähne proximal schokoladebraun gefüllt; dahinter eine Reihe schokoladebrauner Halbmöndchen welche gegen den Tornus zu Querflecken werden; terminale Linie schwärzlich, unterbrochen; Fransen blaß ockergelb mit dunkler Mittellinie und bräunlichen Flecken. Hinterflügel weiß; Apex schmal braun; entlang des Außenrandes von der Analecke bis Rippe 3 eine schmale graubraune Binde; Fransen an den Rippenenden dunkel gefleckt; Flecke an den Rippenenden 2 und 3 sehr groß; analwärts davon eine breite braune subterminale Binde. Vorderflügellänge 26 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 23): Uncus verhältnismäßig sehr klein, schmal, gebogen; Gnathi nur halb so lang wie der Uncus, ziemlich breit, schwach gebogen. Vinculum distal schmäler. Valva breit, verhältnismäßig kurz, subterminal stark verjüngt, terminal wieder verbreitert, halbrund mit einem dreieckigen Fortsatz am Ende des Sacculus. Aedeagus ungefähr so lang wie die Valva, proximal schlank, median etwas angeschwollen und in die Länge fein gestrichelt, terminal wieder verjüngt, gebogen, mit zwei lateralen dornförmigen Fortsätzen; die Spitze wieder gebogen, aber in die andere Richtung; Vesica mit einem Felde von Cornuti; Fultura inferior kreisförmig, schwach sklerotisiert, ausgenommen an den Ränden. Saccus nicht differenziert. Sternit des VIII. Urites breit, proximal abgerundet, distal mit medianer Ausbuchtung und etwas auswärts gestreckten Ecken.

Holotypus, ♂: India, Kumaon-Himalaya, Distr. Nainital, Bhim Tal, 1500 m, 27. VI. 1971 (leg. de Freina) (coll. Th. Witt).

Abb. 23: *Peridea himalayana* sp. nov.

Paratypen: India Kumaon-Himalaya, Distr. Nainital, Bhim Tal, 1500 m, 10. VI.—5. VII. 1971 (leg. de Freina) 8♂♂, 1♀ (coll. Th. Witt) 1♂ (coll. R. Bender).

„*Notodonta* sp." (2♀♀) aus Nepal, Prov. East Nr. 1, Pultschuk, 2300 bis 2500 m, 12. und 13. VI. 1967 (leg. Dierl, Forster, Schacht), erwähnt in Daniel, Khumbu Himal, Bd. 4. Lfg. 2, S. 256, Taf. 6, Fig. 38, ist das ♀ der neuen Art. Wie bei den Gattungen *Notodonta* und *Peridea* üblich, tragen die Hinterflügel beider erwähnter Stücke ein breites dunkles subterminales Band. Diese Stücke werden als Allo- (12. Juni) bzw. Paratypus (13. Juni) bezeichnet.

Diese neue Art erinnert an *P. hoenei* Kiriakoff aus China, entbehrt aber deren rötliche Färbung.

Pulia gen. nov.

Masao Okano beschrieb 1958 aus Puli, Taiwan, eine *Peridea albimaculata* (Ann. Rep. Gakugei Facult. Iwate Univ., 1958, 13: 53, Taf. 1, Fig. 5, Taf. 2 Fig. 5—6). Seine Abbildung der männlichen Genitalien der Art weicht aber von der typischen Struktur in der Gattung *Peridea* erheblich ab (siehe Kiriakoff in Genera Insectorum, Lief. 217b, S. 91, Fig. 51, und Lief. 217 c, S. 170, Fig. 120 nec 119). In den Sammlungen F. Daniel, Dr. R. Bender und ZSM befinden sich sieben ♂♂ dieser Art, ebenfalls aus Puli. Sorgfältige Überprüfung dieser Stücke und ihrer männlichen Genitalien hat die Errichtung einer eigenen Gattung für *Peridea albimaculata* als nötig erwiesen. Im folgenden findet sich die Beschreibung dieser neuen Gattung.

Typische Art: *Peridea albimaculata* Okano 1958.

Fühler des ♂ stark gezähnelt und gebüschelt bis $^2/_3$, dann kurz gezähnelt. Rüssel reduziert. Palpen kurz, etwas kürzer als der Augendurchschnitt, vorgestreckt, mit kurzer Behaarung; das 3. Glied verborgen. Beine dicht behaart; Hinterschiene mit längerer Behaarung und zwei Paar Spornen. Hinterleib mit schwachen Haarbüscheln an den proximalen Uriten. Vorderflügel mit schwachem dorsalem Zahn; Termen schwach gezähnt. Flügeladerung: Rippe 2 sehr nahe des Zellenendes; 3 etwas vor dem Zelleck; 4 von der Zellecke; DZ schräg, nahe der Zellecke schwach eingebogen; 5 aus deren Mitte; Anhangszelle sehr länglich und schmal; 6 und der lange Stiel der 10, 7 und 8 und 9 aus dem Ende davon. Im Hinterflügel Costa etwas ausgebogen; Termen schwach gezähnelt. Rippe 2 aus $^4/_5$ der Zelle; 3 und 4 getrennt; DZ schräg; 5 aus dem oberen Drittel davon; 6 und 7 auf $^1/_5$ gestielt; 8 mit der Zelle bis nahe deren Ende verschmolzen. Bei *Peridea* gibt es keine Anhangszelle.

Männliche Genitalien: Uncus länglich, sehr schmal, gebogen; Gnathi distal breit dreieckig; mit stark verlängerter unteren Ecke. Valva verhältnismäßig schmal, terminal rundlich verbreitert. Länge des Aedeagus ungefähr wie die der Valva; proximales Drittel löffelförmig; subterminal und terminal einige Dörnchen; median ein Feld starker Cornuti; Fultura inferior halb-

kreisförmig. Saccus ganz rudimentär. Bei *Peridea* ist der Uncus breit und kurz, die Gnathi schmal, gebogen; die Valva ganz anders gebildet. Nach der Struktur der männlichen Genitalien, steht die neue Gattung näher bei *Phalera* als bei *Peridea*.

Die große, auffallende Art, 1958 beschrieben, soll ziemlich selten sein: Okano beschrieb sie nach nur zwei Stücken. Ich weiß nicht wieviel weitere Stücke sich in japanischen Sammlungen befinden; außer den obenerwähnten Stücken kenne ich nur noch zwei ♀♀ in meiner Sammlung, auch aus Puli (etwas größer, sonst nicht verschieden).

Betashachia angustipennis tropica subsp. nov.
(Taf. IV, Fig. 3)

Von der Nominatrasse aus Taiwan (*Betashachia a. angustipennis* Matsumura) durch etwas dunklere und braunere Färbung, und einen deutlichen weißlichen dreieckigen Fleck am Außenrande zwischen dem Tornus und Rippe 4 unterschieden. Vorderflügellänge 21 mm. Die männlichen Genitalien weisen keine Unterschiede auf.

Holotypus, ♂: Sumatra, Deli, Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—11. IX. 70 (leg. E. Diehl). Paratypen: gleicher Fundort und Datum, 3♂♂.

Suzukia irrorata Moore

Sumatra, Dolok Merangir, 180 m; 9. VI.—1. IX. 67; (leg. E. Diehl); Doulou bei Brastagi, 1200 m, 25. IV. 68 (leg. Diehl)

Kommt in Sikkim und Südchina vor; aus Indonesien bisher nur aus Borneo erwähnt.

Suzukia basistriga Moore

Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, IX. 70—I. 71. (leg. E. Diehl)

Eine nordindische Art, bis jetzt aus Indonesien unbekannt.

Suzukia diehli sp. nov.
(Taf. IV, Fig. 4)

Männchen: Taster dunkel schokoladebraun, mit blaß rahmbraunem letztem Glied; Basalglied der Fühler an der Wurzel weißlich, sonst braun; Kopf weiß, mit schokoladebraunen Haaren dicht gemischt; Periokularraum und Pectus vorne schwärzlichbraun; Patagien, Prothorax und Tegulae dunkel schokoladebraun, Thorax sonst wie der Kopf; Unterseite bräunlichgrau; Behaarung der Beine blasser; Tarsen braun und weißlich geringelt; Hinterleib bräunlichgrau, mit dunkel schokoladebraunen segmentalen Ringen.

Vorderflügel weiß, dunkel schokoladebraun gezeichnet; ein kurzer Basalstrich unterhalb der Zellen, am Hinterrand von einem länglichen, ziemlich diffusen Fleck gefolgt; Vorderrand gefleckt und schwach gesprenkelt; der restliche Flügel mit Schokoladebraun gesprenkelt, mit ungesprenkelten Flecken in der Zelle, distal der Querader, unterhalb der Zelle, längs des Hinterrandes, und im Mittel der Zwischenräume II bis VI, distal der Zelle; Terminalfeld auch nur schwach gesprenkelt, und mit zwei Fleckenreihen, die proximale aus kleinen rundlichen Pünktchen gebildet, gegen die Hinterecke undeutlich werdend, die distale aus größeren Halbmöndchen oder Halbringen; ein prägnanter Queraderstrich; eine diffuse distale Binde aus brauner Sprenklung von $^3/_4$ des Vorderrandes bis $^5/_6$ des Hinterrandes, vom Vorderrand bis Rippe 3 ausgebogen, dann gerade und schräg; Fransen weiß und schokoladebraun gefleckt. Hinterflügel hell umbergrau mit dunklerem Hinterrandfelde und umbrabrauner Terminallinie; Fransen weißlich. Länge der Vorderflügel 21 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 24): Uncus kurz, schmal, distal erweitert; Gnathi schmal, im basalen Teile gebogen; dann gerade. Vinculum mäßig breit. Valve gestreckt, im terminalen Drittel etwas gewunden; Costa mit einem kurzen, schlanken, etwas gebogenem Fortsatz. Aedeagus ungefähr so lang wie die Valva, proximal gestreckt und gebogen, distal sehr robust, mit querem und gezähneltem terminalem Fortsatz; Fultura inferior oval mit zwei kurzen distalen hornförmigen Fortsätzen. Saccus kurz, abgerundet.

Holotypus, ♂: Sumatra sept., Deli, Dolok Merangir 180 m, IX. 70 bis I. 71 (leg. E. Diehl).

Paratypen: Eine Anzahl ♂♂ vom gleichen Fundort.

Die Art steht *Suzukia irrorata* (Moore) aus Sikkim, Sumatra und Borneo sehr nahe, es fehlt aber der weiße Zellfleck, auch hat sie eine deutliche proximale Binde. Ein ganz ähnliches, wohl konspezifisches Stück befindet sich im

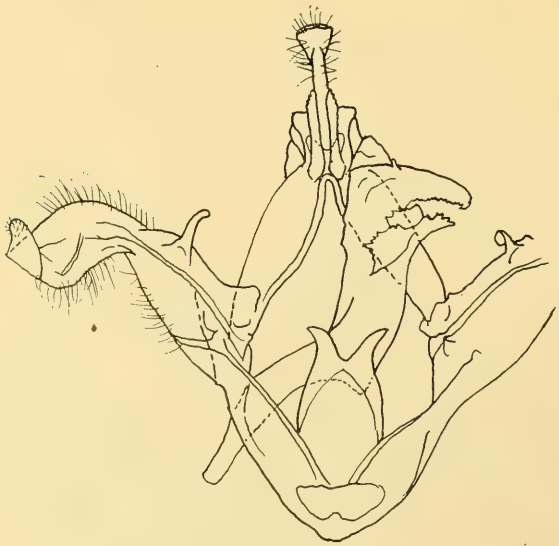


Abb. 24: *Suzukia diehli* sp. nov.

Leidener Museum, aus West Java, 1400 m, Mt. Gedeh, Tjibodas, 6. IV. 40 (leg. K. J. Toxopeus). Die männlichen Genitalien der neuen Art sind in der Aedeagus-Struktur von der der übrigen *Suzukia*-Arten stark abweichend: der Aedeagus besitzt einen gezähnten queren Terminalfortsatz, welcher bei den übrigen Arten durch kurze zahn- oder keilförmige Seitenfortsätze ersetzt ist.

Allodonta collaris Swinhoe

Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 2. IX.—3. XII. 69. (leg. E. Diehl)

Terra typica: Khasia Hills. Das vorliegende Stück ist von indischen Tieren nicht verschieden.

Allodontina gen. nov.

Steht der Gattung *Allodonta* recht nahe.

Palpen, Behaarung des Körpers und Flügeladerung wie dort, ebenso das Zeichnungsmuster. Der Unterschied liegt in der Struktur der männlichen Genitalien (Abb. 25), welche in mehreren Gesichtspunkten abweichend sind. Der Uncus ist stark gestreckt und schmal, mit vergleichsweise kürzeren Terminalästen; die Gnathi sind breit an der Basis, in einen länglichen schmalen, spitzen Fortsatz auslaufend. Die Valva trägt in der Mitte des Sacculus einen dornförmigen Fortsatz. Der Aedeagus ist etwas länger als die Valva, robust, proximal verlängert und gekrümmt, in der Mitte einen dolchförmigen Fortsatz tragend, terminal etwas verschmälert. Diese merkwürdigen Abweichungen gestatten die neue Art ohne Zweifel generisch abzutrennen.

Typus Generis: *Allodontina apicalis* sp.nov.

Abb. 25: *Allodontina* gen. nov., *apicalis* sp. nov.

Allodontina apicalis sp. nov.
(Taf. IV, Fig. 5)

Männchen: Palpen, Stirn, Basalschopf der Fühler und Oberkopf dunkel kastanienbraun; Thorax oben mehr sepiabraun; Mitte und Rand des Kragens und Innenseite der Tegulae weißlich; Brust nach vorn schwärzlichbraun, sonst graubraun; Hinterleib dunkelgraubraun. Vorderflügel dunkel kastanienbraun-sepia; ein costaler Basalfleck, ein größerer an der Basis des Dorsum, ein Apikalfleck und ein viereckiger Fleck am Tornus, blaßgelblich; innere und äußere Linie gezähnt, an beiden Seiten blaßgerandet; Zellenraum und darüber heller, mehr vandyckbraun. Hinterflügel weißlich, bleich sepiabraun angeflogen, mit undeutlichem braunerem Diskalbande. Vorderflügellänge 20 mm.

Holotypus, ♂: Nordsumatra, Deli, Dolok Merangir, 180 m, IX/70—I/71 (leg. E. Diehl). Paratypen: Dolok Merangir, IX/70—I/71 (4♂♂) (ZSM und coll. R. Bender); 30 km SW von Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 19. V. 69 (2♂♂) (coll. R. Bender); Doulou bei Brastagi, 1200 m, 4. VII. und 21. XII. 68 (2♂♂) (coll. R. Bender); Dairi, 1600 m, IX., XI. und XII. 70 (8♂♂) (coll. R. Bender) (alle leg. E. Diehl).

Allodontina unicolor sp. nov.

Männchen: Fühler hell vandyckbraun; Basalschopf etwas weißlich gemischt; Palpen unten graulich, oben dunkelbraun; Vertex und Augengegend dunkelbraun; Kragen weißlich grau mit undeutlicher brauner Mittellinie; Thoraxrücken nebst den hohen Rückenschöpfen dunkel vandyckbraun; Unterseite blaß graubraun; Vorderbeine oben braun gestreift; Tarsen weiß und braun geringelt. Vorderflügel dunkel graulich vandyckbraun; ein gestrecker Fleck vor dem Tornus etwas blasser; ein weißer Basalpunkt; Zeichnungen recht undeutlich; innere Linie durch eine unregelmäßige senkrechte Reihe schwärzlicher Schuppen gebildet, mit einem weißlichen Vorderrandfleckchen davor; Querrippenzeichen kaum zu sehen, länglich-oval mit feiner gelblicher Umrandung; äußere Linie am Vorderrand, etwas über zwei Drittel durch einen weißlichen Querfleck, und weiter durch eine schräge, mit dem Außenrand parallele, zwischen Rippe 4 und dem Hinterrand eingebogene schwarze Fleckenlinie angedeutet; vor dem Apex etwas heller braun, mit dahinter einem schrägen gelblichen Strich; zwischen den Rippen im Terminalfelde schwarze Striche; Terminallinie sehr fein, schwärzlich; Fransen graubraun mit schwarzbraunen Flecken an den Rippenenden. Hinterflügel gelblich graubraun mit undeutlicher braunerer Terminallinie und terminal weißlichen Fransen. Vorderflügellänge 19 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 26): Weisen praktisch keine Unterschiede zu den Genitalien von *A. apicalis* sp. nov. auf. Der Aedeagus ist etwas kräftiger, und terminal schlanker, weil der dolchförmige Fortsatz ganz gerade ist.

Abb. 26: *Allodontina unicolor* sp. nov.

Von *A. apicalis* sp. nov. unterscheidet sich diese zweite Art der neuen Gattung *Allodontina* durch die fast eintönige braune Färbung der Vorderflügel und das Fehlen der gelben Flecken; kennzeichnend sind auch die beiden weißen Vorderrandfleckchen.

Obwohl die männlichen Genitalien beider Formen fast keine Unterschiede aufweisen, hält der Verfasser *A. unicolor* für eine bona species, nicht nur wegen der Färbung- und Zeichnungsunterschiede, vielmehr vor allem wegen der stark disjunkten geografischen Verbreitung. *A. unicolor* vertritt im östlichen Himalaya, wo sie neben den *Allodonta*-Arten vorkommt, die Gattung *Allodontina*.

Holotypus, ♂: India, Kumaon-Himalaja, Distr. Naini Tal, Bhim Tal, 1500 m, 3. VII. 1971 (leg. de Freina). (Coll. Th. Witt).

Allotypus: ♀, vom gleichen Fundort (Coll. Th. Witt).

Paratypen: 1 ♀ ♂♂ vom gleichen Fundort 30. V.—12. VI. 1971.

Die **Fentonia ocypete** Bremer-Gruppe

Wie schon Gaede (Lep. Cat., 1934, 59: 18) festgestellt hat, bildet die Form aus Taiwan eine selbständige Art: *Fentonia crenulata* Matsumura (= *F. baibarana* Matsumura), wovon im vorliegenden Material sich auch ein ♂ befindet.

Fentonia ocypete Bremer

Bei *Fentonia ocypete* Bremer können wir neben der nördlichen Nominatrasse (*F. o. ocypete* Bremer — hoc loco), welche in Ostasien vorkommt, noch zwei geografische Rassen unterscheiden, die eine aus dem Himalaja, die andere aus Sumatra.

Fentonia ocypete altitudinis subsp. nov.
(Taf. IV, Fig. 6)

Steht im Habitus und Färbung der *F. crenulata* Matsumura ganz nahe, unterscheidet sich aber durch einen prägnanten schwarzen Basalstrich, welcher proximal breit ist, nach der Innenlinie verjüngt und den Tornus fast erreicht. Das terminale Feld so dunkel wie oder nur ganz schwach heller als das Mittelfeld. Die Hinterflügel terminal bräunlich angeflogen. Vorderflügellänge 16—20 mm.

Holotypus, ♂: Nepal, Kathmandu-Valley, Godavari, 1600—1800 m, 3. V. 1967 (leg. E. Dierl und W. Schacht):

Allotypus, ♀: Nepal, Pultschuk, 2300 m, 13. VI. 67 (leg. E. Dierl, W. Forster u. W. Schacht).

Paratypen: Nepal, Kathmandu-Valley, Godavari, 1600—1800 m, 1. bis 8. VI. 1967 (leg. W. Dierl, W. Forster u. W. Schacht) (2♂♂); India, Kumaon-Himalaya, Distr. Naini Tal, Bhim Tal, 1500 m, 30. V. 1971, 27. VI. 1971, (7 ♀♀) (leg. J. de Freina) (Coll. Th. Witt).

Fentonia ocypete sumatrana subsp. nov.
(Taf. V, Fig. 1)

Eine ganz gut differenzierte Form; da aber die männlichen Genitalien von denen von *F. o. ocypete* kaum verschieden sind, betrachtet der Verfasser sie nur als eine geografische Rasse. Sie unterscheidet sich durch einen prägnanten rundlichen weißen Fleck in der Mitte des Hinterrandes, mit weißer Sprenklung wurzelwärts davon; auch die äußerste Linie ist am Hinterrand distal weiß gerandet. Der Thorax ist blaß graubraun, stark weiß gesprenkelt, mit einem weißen Rand am Kragen; auch der doppelte abdominale Basalschopf ist weißlichgrau mit dunkelbraunem Mittelfleck. Vorderflügellänge 18 mm.

Holotypus, ♂: N.-Sumatra, Deli, Dolok Merangir, 180 m, 9. VI. bis 11. IX. 1970;

Paratypus, ♂: N.-Sumatra, Kebon Balok, NNW von Medan, 12. X. 69 (beide leg. E. Diehl).

Fentonia helena sp. nov.
(Taf. V, Fig. 2)

Männchen: Kopf, Fühler und Taster braun; letztes Tasterglied blaßbraun; Strich am Vertex dunkelbraun; Kragen weißlichbraun mit dunkelbrauner Mitte; Thoraxrücken weißlichbraun mit dunkelbraunen Strichen; Unterseite und Beine blaß umberbraun; Tarsi dunkelbraun und weißlich geringelt; doppelter basaler Abdominalschopf dunkelbraun mit blaß ockerigem Ende; Hinterleib graubraun, unten blasser. Vorderflügel sepiabraun und rötlichbraun gemischt; die letztere Farbe bedeckt das Wurzelfeld, mit einem daran verbundenen Fleck an der Basis des Zwischenraumes II, und einen länglichen breiten Strich von der Querrippe in die Zwischenräume IV und V; ein dunkelbraunes Wurzeldreieck, von länglichen Flecken unterhalb der Zelle und an der Basis des rötlichen Längsfleckes gefolgt; über der Mitte des Hinterrandes ein rundlicher weißer Fleck; auch die basalen $^3/_5$ des Vorderrandes rötlichbraun; terminal trägt der Vorderrand zwei dunkelbraune Fleckchen; subterminale Linie weißlich braun, wie bei den übrigen Arten der Gattung *Fentonia* verlaufend; dahinter einige dunkelbraune Flecken; Terminallinie dunkelbraun; Fransen weißlichgrau, dunkelbraun gescheckt. Hinterflügel blaß gelblichbraun mit ocker angeflogenem Analfel-

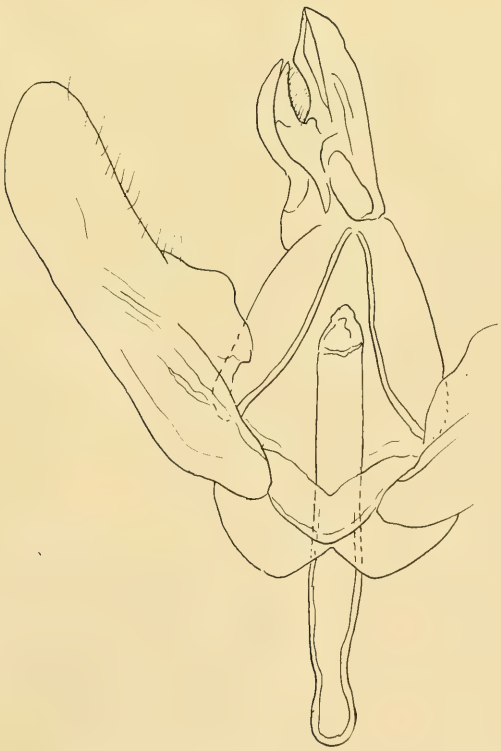


Abb. 27: *Fentonia helena* sp. nov.

de und dunklen Rippen; ein dunkelbrauner Fleck in den Analecken; Fransen wie im Vorderflügel. Vorderflügellänge 18,5 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 27): Uncus viel kürzer als bei den übrigen Arten; demzufolge reichen die Gnathi viel weiter terminalwärts. Valva etwas schmäler als anderswo, und ganz einfach. Aedeagus verhältnismäßig viel schwächer, dünn, unbewaffnet; Fultura inferior schwach, distal ausgebuchtet. Saccus zweiteilig, eckig.

Der *F. ocypete sumatrana* subsp. nov. ähnlich, aber mit nur einem verhältnismäßig kleinen weißen Fleck über dem Hinterrand; der Leib ist ganz anders gefärbt und gezeichnet.

Holotypus, ♂: N-Sumatra, Brastagi, 1200 m, 20.—25.V. 1965 (leg. E. Diehl).

Der Verfasser hat nur dieses einzige Stück gesehen; insofern es zulässig ist, sich ein Urteil darüber zu machen, scheint es sich hier um ein Bergtier zu handeln, im Gegensatz zu *F. ocypete sumatrana.*

Fentonia notodontina Rothschild

N.-Sumatra, 30 km NW von Siantar, Holzweg 2, 1050 m, 24. V. 69 (leg. E. Diehl).

Terra typica: Khasia Hills. Bis jetzt aus Indonesien nicht erwähnt.

Fentonia bipuncta Rothschild

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 9. VI.—11. IX. 70 (leg. E. Diehl). Aus Sumatra beschrieben.

Hyperaeschrella dentata insulicola Kiriakoff

N.-Sumatra, Kebon Balok, NNW von Medan, 12. X. 69 (♂); Dolok Merangir, 180 m, 11. I. 70 (♀). (beide leg. Diehl).

Indonesien (Terra typica: Java.)

Thaila gen. nov.

Rüssel vorhanden; Fühler des ♂ bis $^2/_3$ gezähnt, dann fadenförmig; Taster sehr kurz, kürzer als die Augenbreite, schräg, mit kurzer aber dichter Behaarung; letztes Glied kurz und schlank; Beine ziemlich lang behaart; Hinterschienen mit zwei Spornenpaaren, die äußeren Spornen doppelt so lang wie die inneren; Hinterleibswurzel mit großem doppeltem Haarschopf. Flügelform wie bei *Hyperaeschra.* Flügeladerung: im Vorderflügel, Ader 2 von $^5/_6$ der Zelle abzweigend; 3 und 4 gut geschieden; Querader schräg; ge-

Abb. 28: *Thaila* gen. nov., *cinerascens* sp. nov.

rade; 5 aus ihrem oberen Drittel; keine Anhangzelle; Ader 6 mit dem Stiele von 10, 7, 8 und 9 kurz gestielt; 10 und 7 ungefähr vom gleichen Punkte abzweigend, aber 10 etwas mehr proximal. Im Hinterflügel, zweigt Ader 2 von $^3/_4$ der Zelle ab; 3 und 4 aus einem Punkte; Querader schräg, gerade; Ader 5 aus ihrer Mitte; 6 und 7 von ungefähr $^1/_5$ von 7 gestielt; 8 der Zelle von nahe der Basis bis ungefähr zur Mitte genähert.

Männliche Genitalien (Abb. 28): Uncus kurz, zusammengedrückt, terminal ziemlich hoch, mit schwachem Endhäkchen; Gnathi gebogen, verhältnismäßig sehr breit, spitz. Tubus analis lang und schlank. Vinculum sehr schmal. Valve breit dreieckig mit schmaler Wurzel, großenteils häutig, aber mit starkem Costalrande; dieser trägt am distalen Drittel einen unregelmäßigen Fortsatz, und etwas proximal davon, einen langen, schlanken, spitzen Fortsatz, der aber nur an der rechten Valva vorhanden ist. Es läßt sich nicht entscheiden ob dies die ursprüngliche Struktur ist oder ob der linke Fortsatz abgebrochen ist. Aedeagus etwas kürzer als die Costa, gerade, sehr robust, mit kleinem terminalem Zähnchen; Vesica mit winzigen, kurzen Cornuti bedeckt; Fultura inferior breit proximal, mit rundlichen Ecken, distal verjüngt, und mit etwas welligem Distalrande. Saccus ganz kurz, breit abgerundet.

Die männlichen Genitalien der neuen Gattung stehen denen bei *Polyaeschra* Kiriakoff nahe, sind aber doch deutlich davon verschieden.

Typus generis: *Thaila cinerascens* sp.nov.

Thaila cinerascens sp. nov.
(Taf. II, Fig. 5)

M ä n n c h e n : Fühler umberbraun mit grauem Basalglied; Taster und Stirn weißlich; letztere fein braun gesprenkelt; Periokularraum dunkelbraun; Kopf grau; Kragen, Wurzel der Tegulae, und Prothorax schwärzlichbraun; Tegulae sonst, und Rest des Thorax weiß, mit dunkelbraunen Haar-

schuppen leicht gemischt; Unterseite und Behaarung der Beine schmutzig weißlich; Vorderschienen oben dunkelbraun; Tarsen fein braun geringelt; Basalschopf des Hinterleibes an der Wurzel weißlich, sonst hell umbergrau; der übrige Hinterleib etwas blasser, mit schmutzig weißlicher Unterseite. Vorderflügel weiß, mit Schokoladebraun äußerst fein gesprenkelt; etwas dichtere Sprenklung eine sehr diffuse postbasale Binde, einen dorsalen Streifen und einen dreieckigen subapikalen Fleck bildend; Vorderrand bräunlich gefleckt; innere Linie durch die oben erwähnte Binde vertreten; äußere Linie von doppelten Halbmöndchen in den Zwischenräumen I, II, IV und V gebildet; Halbmöndchen in den Zwischenräumen IV und V auf dem Außenrand des bräunlichen subapikalen Dreieckes liegend; eine subterminale Reihe unrelgelmäßiger Zickzackfleckchen im Apikalfelde und schräger Strichchen in den Zwischenräumen II, III und IV; oberhalb der Hinterecken, im Zwischenraum I, zwei winzige Terminalpünktchen; Fransen weiß. Hinterflügel blaß umbergrau, sauberer grau oberhalb Rippe 7; Terminallinie schwach, umbergrau; Fransen und lange Haare entlang des Hinterrandes weiß. Vorderflügellänge 18 mm.

Holotypus ♂: „Siam" (i. e. Thailand), Khzo Yzi, II. 1973 (leg. Dr. E. Diehl, coll. Dr. R. Bender).

Antichadisra gen. nov.

Palpen den Oberrand der Augen erreichend, aufgebogen, dick; das 3. Glied sehr kurz, zusammengedrückt. Fühler bis $^3/_4$ doppelt gekämmt; längste Kammzähne sechsmal so lang wie der Schaft breit ist. Beine mit ziemlich kurzer Behaarung; Vorderflügel dreieckig; Costa gerade, nur im letzten Drittel gebogen; Apex spitz; Termen schräg, fast gerade; Dorsum schwach ausgebogen, ebenso lang wie der Termen. Ader 2 aus $^2/_7$ der Mittelzelle; 3 und 4 etwas getrennt; 5 schwach, etwas oberhalb der Mitte der DZ; keine Areole; 6, 7, 10 und 8 und 9 aus der oberen Zellecke; 10 und 8 und 9 am längsten gestielt. Im Hinterflügel, Ader 2 etwas über $^2/_3$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 etwas getrennt; 5 schwach, etwas oberhalb der Mitte der DZ; 6, 7 auf mehr als die Hälfte gestielt; 8 der Zelle bis nahe der Ecke genähert.

Männliche Genitalien (Abb. 29): Uncus verhältnismäßig sehr klein, länglich elliptisch, etwas spitz; Gnathi kurz, fächerförmig, am distalen Rande stumpf gezähnt. Valva gestreckt; Apex abgerundet; davor ein in Form dem Uncus ähnlicher aber kleinerer Fortsatz; ein weiterer, schmälerer Fortsatz gegen die Mitte; Sacculus in der proximalen Hälfte gezähnelt. Aedeagus so lang wie die Valva, in der proximalen Hälfte ziemlich dünn; oberhalb der Mitte halbmondförmig erweitert; einige laterale Zähnchen am Distalrande des Halbmondes; Fultura inferior schwach. Saccus ganz schwach ausgebildet.

Den männlichen Genitalien nach, steht die neue Gattung *Chadisrina* Kiriakoff wohl am nächsten. Habituell aber weicht das Tier von der Gruppe

Abb. 29: *Antichadisra* gen. nov., *dentata* sp. nov.

Chadisra erheblich ab: Die Vorderflügel sind deutlich breiter, das Zeichnungsmuster ist ganz verschieden, und die Hinterflügel tragen keine Zeichnung in den Analecken.

Typus Generis: *Antichadisra dentata* sp. nov.

Antichadisra dentata sp. nov.
(Taf. V, Fig. 3)

Palpen an der Unterseite blaßschokoladebraun; Oberseite wie auch Kopf und Kragen dunkel schokoladebraun; Thoraxrücken blasser und grauer; Unterseite und Behaarung der Beine nur leicht heller; Tarsen dunkel und blaß geringelt; Hinterleib hell umberbraun; die beiden letzten Urite und der Analschopf stark sahnefarbig angeflogen. Vorderflügel blaßgelblich, stark schokoladebraun gesprenkelt; Basaldrittel der Costa mit zwei dunkelschokoladebraunen Fleckchen; Terminalviertel bis nahe dem Apex gleicharbig; Mittelzelle mit drei undeutlich begrenzten schokoladebraunen Flecken; Dorsum mit drei gleichfarbigen undeutlichen Querbändchen; äußere Linie durch schokoladebraune Flecken auf und zwischen den Adern angegeben, vom Proximalende des Subapikalflecks nach dem Tornus laufend; Terminalfeld mit schokoladebraunen Strichen zwischen den Rippen. Hinterflügel hell umberbraun, an der Basis gelber. Vorderflügellänge 25 mm.

Holotypus, ♂: Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 1966 (leg. E. Diehl).

Paratypen: Kebon Balok, SW von Medan, 19. I., 12. X. 69, 23. V. 71 (5♂♂) (coll. R. Bender); 30 km SW von Siantar, Holzweg 2, 22. II. 68 (2♂♂) (coll. R. Bender). Sumatra, Atjeh, 1972 (1♂) (coll. R. Bender); Sumatra, Stabat, 2. II. 72 (1♂) (coll. R. Bender) (alle leg. E. Diehl).

Calapana basivacua Walker

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, IX. 70—I. 71 (leg. E. D i e h l) (♀)
In Indonesien bis zu den Philippinen verbreitet.

Erconholda mangholda (Schaus)

N.-Sumatra, Kotaradja, 22. I. 1972 (2♂♂) (leg. E. D i e h l). Diese von den Philippinen (Luzon) beschriebene Art wird hier zum ersten Mal aus Sumatra erwähnt.

Panteleclita gen. nov.

Rüssel kurz. Palpen kurz, den Oberrand der Augen nicht ganz erreichend, ziemlich schlank, etwas aufgebogen; letztes Glied winzig. Fühler mit basalem Schopf, auf mehr als $^2/_3$ Länge doppelt gekämmt; längste Kammzähne ungefähr 5 mal so lang wie der Durchmesser des Fühlerschafts. Beine mit mäßiger Behaarung; Hinterschiene mit zwei Paar ziemlich kurzen Spornen; Hinterleibbasis mit kleinem Haarschuppenschopf. Vorderflügel gestreckt und schmal; Vorderrand auf $^2/_3$ gerade, dann schwach gebogen; Apex subakut; Außenrand stark schräg, ausgebogen, kaum kürzer als der Hinterrand. Flügeladerung: im Vorderflügel Ader 2 bis $^4/_5$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 aus einem Punkt; DZ eingebogen; 5 aus der DZ-Mitte; keine Areole; 6 aus der Oberecke der Mittelzelle; 7, 10 und 8 und 9 gestielt, auch aus der Oberecke der Mittelzelle. Im Hinterflügel Ader 2 bis $^3/_4$ der Mittelzelle abzweigend; 3, 4 aus einem Punkt; 5 aus der DZ-Mitte; 6, 7 etwas weniger als $^1/_2$ von 6 gestielt; 8 der Zelle bis $^3/_4$ der Länge genähert.

Männliche Genitalien (Abb. 30): Uncus gestreckt, gerade, gegen die Spitze allmählich verjüngt; Gnathi verhältnismäßig sehr klein, schlank, gebogen.

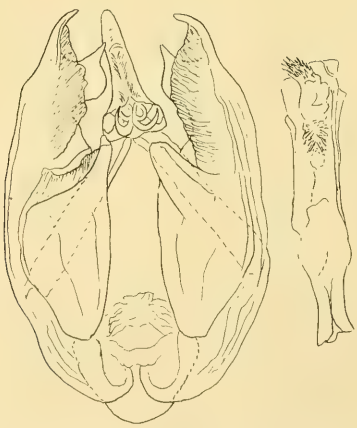


Abb. 30: *Panteleclita* gen. nov., *viridipicta* sp. nov.

Vinculum schmal. Valva gestreckt, ziemlich breit; Sacculus weniger lang als die Hälfte der Valva, proximal sehr breit, in einem spitzen Fortsatz auslaufend; Costa mit einem schlanken apikalen Fortsatz, teilweise häutig. Aedeagus so lang wie $^2/_3$ der Valva, robust, gerade; Vesica mit einem proximalen und einem terminalen Felde von Cornuti; Fultura inferior großenteils häutig. Saccus sehr kurz, abgerundet.

Habituell, der Gattung *Teleclita* recht ähnlich. Die männlichen Genitalien gehören aber einem ganz verschiedenen Bautypus an.

Typus generis: *Panteleclita viridipicta* sp. nov.

Panteleclita viridipicta sp. nov.
(Taf. V, Fig. 4)

M ä n n c h e n : Fühler mit weißlichem Schaft und blaß rötlichem Basalschopf. Palpen blaß rötlich mit dunkelbrauner Oberseite; Stirn blaß rötlich medial, dunkel schokoladebraun lateral; Kragen tief schokoladebraun; Thoraxrücken braun, gelblichgrün besprenkelt; Tegulae schokoladebraun mit gelblichgrünem Mittelstrich; Kehle dunkel schokoladebraun; Unterseite und Beine blaß rötlich; Vorderbeine dorsal schokoladebraun angelaufen; Basalschopf des Hinterleibes blaß rötlich; Hinterleib schokoladebraun; Saum des vorletzten und ein großer Dorsalfleck des letzten Ringes gelblich rahmfarben. Vorderflügel schokoladebraun; Basis und Vorderrand stark gelblichgrün gesprenkelt; ein dunklerer Strich unterhalb der Mittelzelle bis zu der Mitte reichend; innere Linie unterbrochen, dunkelbraun, von $^1/_3$ der Costa bis $^1/_3$ des Dorsum, unterhalb der Zelle eingeknickt, proximal gelblichgrün gesäumt; DZ-Zeichen groß, proximal blaßgrün gesäumt; ein dunkelschokoladebrauner Strich im Zwischenraum III von der Zellecke bis zum Außenrand; ein zweiter, kurzer Strich im Zwischenraum II, von einem gelblichgrünen Fleck unterbrochen; dunkelschokoladebraune Subterminalflecke in den Zwischenräumen IV, V und VI, der letzte dem Außenrande am nächsten, alle distal gelblichgrün gesäumt; eine Terminalreihe gelblichgrüner γ-Zeichen, distal dunkelschokoladebraun gesäumt; Fransen gleichfarbig. Hinterflügel blaßschokoladebraun. Vorderflügellänge 25 mm.

H o l o t y p u s , ♂: N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m 9. VI.—1. IX. 67 (1♂), (leg. E. D i e h l).

P a r a t y p e n : N.-Sumatra, Dairi, 1500—1600 m, 8. II. 70, 27. IX., 27. XII. 70, 6. V. 72 (4♂♂) (leg. E. D i e h l), (coll. R. B e n d e r); N.-Sumatra Dolok Merangir, 180 m, 1968 (1♂) (leg. E. D i e h l), (coll. R. B e n d e r).

Caschara dierli sp. nov.
(Taf. V, Fig. 5, 6)

M ä n n c h e n : Kopf und Thorax weißlich, umberbraun gesprenkelt; Palpen an der Oberseite braun; Haarbüschel am Metathorax weißlich; Tegulae am Ende hell umberbraun; Basalschopf des Hinterleibes umberbraun; Hin-

terleib hell rehfarben mit braunerem Analschopf. Vorderflügel hell gelblichumberbraun; Costa rahmfarbig gefleckt; ein winziger subbasaler blaßgoldener Fleck unterhalb der Zelle, von einem kleinen blaßgoldenen semiovalen Fleck gefolgt; weiter ein größerer dreieckiger ebenso blaßgoldener Fleck, und endlich ein kleiner Fleck an der Basis des Zwischenraumes II; Raum zwischen den proximalen und dem großen goldenen Fleck rostbraun; Zelle rahmfarbig gefleckt; Adern in der distalen Flügelhälfte rotbraun gefleckt; ein größerer rahmfarbiger Fleck über der Zelle, von der Costa bis Rippe 4, ziemlich rundlich und blaß umberbraun gefleckt; distal davon, eine blaß umberbraune Linie auf blasserem Grunde, welcher von Ader 4 bis zum Dorsum dunkler wird; auch die darin liegende Linie wird dunkler, breiter und diffuser; Apex und Terminalfeld rahmfarbig, mit einer Reihe feiner, blaß umber gefüllten und rahmfarbig gesäumten Halbmöndchen; Terminallinie umberbraun, gebrochen; Fransen rahmfarbig gerandet. Hinterflügel blaßgelb, in den terminalen $^2/_3$ blaßumberbraun werdend; Fransen rahmfarbig. Vorderflügellänge 17 mm.

Männliche Genitalien (Abb. 31): Uncus kurz, etwas löffelförmig; Gnathi im mittleren Abschnitt lappenförmig erweitert und mit terminalem Haken. Vinculum sehr schmal. Valva gestreckt und schmal, im terminalen Drittel noch schmäler; Sacculus im ersten Drittel mit einem dreieckigen Fortsatz. Aedeagus so lang wie die Costa, ziemlich robust, im letzten Drittel geeckt und löffelförmig; Fultura inferior ziemlich klein, oval. Saccus kurz, abgerundet. Sternale Platte des VIII. Urites distal verengt, terminal schwach, zweilappig.

Holotypus, ♂: N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 16. V. 69 (leg. E. Diehl).

Allotypus: ♀ N.-Sumatra, Holzweg 1, zwischen Siantar und Prapat 1000—1200 m, 25. XII. 1969 (leg. E. Diehl).

Paratypen: 2♂♂ 1♀ Prapat, 21.—24. II. 73, 1♂ Brastagi 25. X. 73 (leg. E. Diehl) (coll. R. Bender).

Abb. 31: *Caschara dierli* sp. nov.

Neophyta sikkima Moore

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 2. IX.—3. XII. 69; Doulou bei Brastagi, 1200 m, 25. IV. 68 (leg. E. D i e h l).

Aus Sikkim beschrieben; auch aus Südchina und Java erwähnt. Unsere Stücke stellen die ersten Fänge aus Sumatra dar.

Pseudallata laticostalis Hampson

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 11. X. 69 (leg. E. D i e h l)
Bis jetzt nur aus Sikkim und Südchina erwähnt.

Rodneya caudata Kiriakoff

N.-Sumatra, Kebon Balok, NNW von Medan, 23. V. 71 (8♂♂) (leg. E D i e h l). Aus Sumatra beschrieben.

Clostera geminata Gaede

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 16. V. 69 (leg. E. D i e h l).
Aus Sumatra beschrieben.

Clostera tapa Roepke

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 14. XII. 69 (leg. E. D i e h l).
Terra typica: Java. In Sumatra zum ersten Mal festgestellt.

Erythoroclostera leucoretha Tams

N.-Sumatra, Dolok Merangir, 180 m, 8. I. 70. (leg. E. D i e h l)
Terra typica: Singapore, also in unmittelbarer Nähe von Sumatra.

Plusiogramma aurisigna Hampson

Ein ♂, N.-Sumatra, Dolok Merangir, Naradja, 250 m, 14. X. 1969, (leg. E. D i e h l).

Das vorliegende Stück zeigt keinen Unterschied gegenüber Stücken aus Südchina, Indochina, Birma und Tenasserim. Die Art wird hier zum ersten Mal aus Sumatra erwähnt.

Ein ♂ Nord-Sumatra, Dolok Merangir, Ketambe, 400 m, 11. XI. 1972, ohne Metallflecken, in coll. R. B e n d e r.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. S. G. K i r i a k o f f, Rijksuniversiteit Gent, Zoologisch Instituut, Laboratoria voor Morfologie en Systematiek,
B-9000 Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, Belgien

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis V

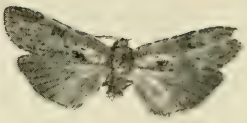
Erklärung zu Tafel I

Fig. 1: *Atornoptera discocellularis* spec. nov.
Fig. 2: *Tolmiana cyanosticta* spec. nov.
Fig. 3: *Grangulina sumatrana* spec. nov.
Fig. 4: *Stictogargetta umbrina* spec. nov.
Fig. 5: *Roepkeella tornalis* spec. nov.
Fig. 6: *Hypambadra speculigera* spec. nov.

1

2

3



4

5

6

Tafel II

1

2

3

4

5

Erklärung zu Tafel II

Fig. 1: *Ceira armata* spec. nov.
Fig. 2: *Saliocleta nannion* spec. nov.
Fig. 3: *Pantanopsis diehli* spec. nov.
Fig. 4: *Quadricalcarifera nigribasalis tropica* subsp. nov.
Fig. 5: *Thaila cinerascens* spec. nov.

Erklärung zu Tafel III

Fig. 1: *Quadricalcarifera eusebia* spec. nov. ♂.
Fig. 2: Idem ♀.
Fig. 3: *Q. bambusicola* spec. nov.
Fig. 4: *Q. variegata* spec. nov.
Fig. 5: *Parasinga cinerascens* spec. nov.
Fig. 6: *P. subapicalis* spec. nov.

1

2

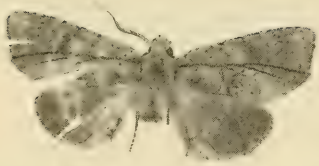
3

4

5

6

Tafel IV



1

2

3

4

5

6

Erklärung zu Tafel IV

Fig. 1: *Omichlis dimorpha* spec. nov. (dunklere Phase).
Fig. 2: *Medanella subterminalis* spec. nov.
Fig. 3: *Betaschachia angustipennis tropica* subsp. nov.
Fig. 4: *Suzukia diehli* spec. nov.
Fig. 5: *Allodontina apicalis* spec. nov.
Fig. 6: *Fentonia ocypete altitudinis* subsp. nov.

Erklärung zu Tafel V

Fig. 1: *Fentonia ocypete sumatrana* subsp. nov.
Fig. 2: *F. helena* spec. nov.
Fig. 3: *Antichadisra dentata* spec. nov.
Fig. 4: *Panteleclita viridipicta* spec. nov.
Fig. 5: *Caschara dierli* spec. nov. ♂.
Fig. 6: Idem ♀.

1

2

3

4

5

6

Acme
Bookbinding Co., Inc.
300 Summer Street
Boston, Mass. 02210

ERNST MAYR LIBRARY
3 2044 114 198 203